

Über den Einfluß verschiedener Mangangaben
auf den Blattpigment- und
Kohlehydratgehalt junger Hafer-, Gurken-,
Kürbis- und Sonnenblumenpflanzen

von

ELISABETH KRAUSS

1961

Über den Einfluß verschiedener Mangangaben auf den
Blattpigment- und Kohlehydratgehalt junger Hafer-,
Gurken-, Kürbis- und Sonnenblumenpflanzen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt
von
Elisabeth Krauß
aus
München

Februar 1961



Berichterstatter: 1. Prof.Dr.F.Bukatsch
2. Prof.Dr.L.Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Juni 1961

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methode	3
C. Versuchsergebnisse	8
I. Manganbestimmung in Samen	8
II. Verhalten der Versuchspflanzen bei verschiedener Mangankonzentration ..	10
III. Abhängigkeit der Chlorophyll-, Carotin- und Xanthophyllbildung von der Manganzufuhr	16
IV. Abhängigkeit des Gehaltes an reduzierenden Zuckern von der Mangangabe und mögliche Ursachen der Zuckerstauung	30
D. Diskussion	40
E. Zusammenfassung	46
Literaturverzeichnis	49



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A. Einleitung

Als durch die Lehre Liebig's im 19. Jahrhundert eindeutig erwiesen wurde, daß die Pflanze die Kohlensäure aus der Luft und ihre übrigen lebensnotwendigen Nährstoffe in mineralischer Form aus dem Boden entnehme, glaubte man die Frage der pflanzlichen Ernährung endgültig geklärt zu haben. Man war der Ansicht, daß die 10 klassischen Elemente, die in der Pflanze gefunden wurden, vollkommen für ihre Ernährung ausreichen würden. Erst als verfeinerte chemische Arbeitsmethoden ausgearbeitet wurden, erkannte man, daß für die Pflanzen auch Elemente notwendig sind, die nur in Spuren vorhanden, doch außerordentlich wirksam sind, die sogenannten Spurenelemente oder Hochleistungselemente, in der englischen und amerikanischen Literatur als "minor elements" oder "trace elements" bezeichnet.

Die wichtigsten Spurenelemente sind Mangan, Kupfer, Bor, Aluminium, Zink, Molybdän und Jod.

Das Mangan wurde 1774 von Scheele entdeckt. Er stellte fest, daß im Boden geringe Mengen dieses Elements vorhanden sind und von der Pflanze aufgenommen werden, untersuchte aber nicht, ob es für das Pflanzenwachstum notwendig ist oder nicht (Mc HARGUE, 1923).

Über das Vorkommen und die Wirkung von Mangan in Pflanzen ist seitdem schon sehr viel gearbeitet worden. Ein umfassender Überblick über das Schrifttum findet sich in der deutschen Literatur bei SCHARRER in "Biochemie der Spurenelemente" (1955) und in der amerikanischen Literatur bei WILLIS in "Bibliography of References on the Literature of minor Elements" (1939).

Es hat sich gezeigt, daß Mangan sowohl bei niederen Pflanzen, wie Chlorella (HOPKINS, 1930) und Aspergillus niger (BERTRAND et JAVILLIER, 1911), als auch bei höheren Pflanzen für das Wachstum unbedingt notwendig ist.

Die Dörrfleckkrankheit des Hafers (in der amerikanischen Literatur als "grey speck disease" bezeichnet) ist wohl die am häufigsten beschriebene Manganmangelkrankheit, und die Erken-

nung ihrer Ursachen war für die Landwirtschaft von größter Bedeutung (SAMUEL und PIPER, 1929). Nach Ansicht von LUNDEGÄRDH (1923) ist jedoch der Manganmangel für das Auftreten der Krankheit nicht allein verantwortlich. Das Mangan stellt zwar sicher einen wesentlichen Faktor dar, doch spielen auch noch andere Ursachen, wie herabgesetzte Wasserzufuhr und ein zu hoher Quotient Kalium:Calcium dabei eine Rolle.

Da diese Krankheit nur auf neutralen oder alkalischen Böden und niemals auf sauren Böden vorkommt, lag der Schluß nahe, daß auch die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens für die Verfügbarkeit des Mangans für den pflanzlichen Organismus von großer Bedeutung ist. Im Boden sinkt normalerweise die Verwertbarkeit des Mangans für die Pflanze mit steigendem p_H -Wert. Außerdem spielen sich im Boden mikrobielle Mn-Umsätze und -Festlegungen ab (BAUERNFEIND und BUKATSCH, 1960).

OLSEN (1934) untersuchte die Manganaufnahme bei verschiedenen Pflanzen in Wasserkultur und fand, daß hier andere Verhältnisse vorliegen, da in diesem Falle das zugefügte Mangansulfat in der Kulturlösung vollständig löslich ist. Bei seinen Versuchen zeigte sich, daß Pflanzen, die bei gleicher Mangankonzentration, aber verschiedenen p_H -Werten gezogen wurden, nicht im sauren Bereich die höchsten Manganmengen aufnahmen, sondern bei einem p_H -Wert von 6-7; auch nahm der Mangangehalt der Pflanzen bei steigenden Gaben von Mangansulfat in der Nährlösung zu. Besonders dieser letzte Befund ist für einen Vergleich gegenüber den natürlichen Bedingungen im Boden besonders wichtig, da nach Ansicht OLSENS aus sauren Böden größere Manganmengen aufgenommen werden können. Dies ist dadurch zu erklären, daß bei zunehmender Wasserstoffionenkonzentration mehr Mangan im Boden gelöst ist. In neutralen oder basischen Böden liegt das Mangan wahrscheinlich als unlösliches Mangandioxyd vor, und die den Pflanzen zur Verfügung stehende Mangmenge ist deshalb äußerst gering. Auch die Struktur des Bodens hat sich als ein wesentlicher Faktor erwiesen, da auf Lehm-böden mit geringerer Luftdurchlässigkeit als bei Sandböden

die Krankheit weniger stark auftritt, da hier keine so starke Oxydation der Mangansalze erfolgen kann.

An Hand dieser Beispiele zeigt sich, wieviele Faktoren für die Verfügbarkeit des Mangans eine Rolle spielen und in welchem Maße die Bodenbeschaffenheit daran beteiligt ist. Deshalb wurde bei den vorliegenden Versuchen die Wasserkultur gewählt, um diese Faktoren weitgehend auszuschalten.

Daß Mangan bei der Chlorophyllbildung und auch bei der Bildung der reduzierenden Zucker eine wesentliche Rolle spielt, wurde in der Literatur schon oftmals erwähnt (Mc HARGUE, 1926; MILLER 1933 u.a.). Die vorliegende Arbeit soll einen weiteren Beitrag zu diesem auch für die Praxis wichtigen Thema liefern. Die Untersuchungen wurden auf einige z.T. noch nicht quantitativ bezüglich ihres Manganhaushaltes analysierte Pflanzenarten ausgedehnt und besonders auch ihr Verhalten im Hinblick auf ihre unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber gestufter Manganzufuhr geprüft.

In diese Versuche wurden bei Sonnenblumen auch noch die Beziehungen zwischen Mangan und Eisen einbezogen. Die Frage des Antagonismus zwischen den beiden Elementen schien durch die Arbeiten von SOMERS und SHIVE (1942) u.a. geklärt zu sein, doch stellten neuere Untersuchungen von BURGHARDT (1956) diese Ergebnisse in Frage. Diese Arbeiten werden in der Diskussion noch näher erörtert werden, hier sei nur festgestellt, daß bei allen bisherigen Erkenntnissen und Gegenargumenten das Problem noch nicht vollständig gelöst zu sein scheint und noch weiterer Untersuchungen bedarf.

B. Material und Methode

Als Versuchspflanzen dienten:

- 1) Hochzuchthafer (Fleming Gold)
- 2) Gurken (Chinesische Schlangen)
- 3) Kürbis (Gelber Zentner)
- 4) Sonnenblumen.

Kürbis, Sonnenblumen und Gurken wurden auf Filterpapier in Petrischalen mit destilliertem Wasser angekeimt, der Hafer auf Sägemehl angezogen (da es hier zu kräftigerer Wurzelbildung kam). Nach 4-5 Tagen im Thermostaten bei 28°C waren die Keimlinge groß genug, um in die Nährlösung gebracht zu werden. Für die Aufzucht des Hafers dienten Weckgläser, die mit 250 ccm Nährlösung gefüllt waren, die Wurzeln tauchten in die Flüssigkeit ein, während die Keimlinge (35 Pflanzen pro Glas) auf einem Kunststoffnetz lagen (s. Abb. 1). Die übrigen Pflanzen wurden in Präparatengläsern gezogen; die jungen Keimlinge steckten mit Watte umwickelt in Glasröhrchen in einem mit Löchern versehenen Pappkarton als Abschluß der Anzuchtgläser (s. Abb. 2). Je nach den Wachstumsbedingungen der einzelnen Versuchspflanzen waren die Präparatengläser von unterschiedlicher Höhe:

bei Gurken: 300 ccm Inhalt Nährlösung (5 Pflanzen/Glas)

bei Kürbis: 1000 ccm Inhalt Nährlösung (5 Pflanzen/Glas)

bei Sonnenblumen: 1000 ccm Inhalt Nährlösung (10 Pflanzen/Glas).

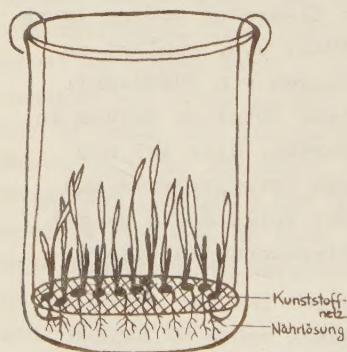


Abb. 1

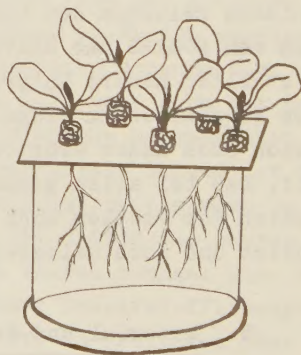


Abb. 2

Als Kulturmedium diente Knopsche Nährlösung (etwas abgeändert). In 1 Liter doppelt destilliertem Wasser wurden folgende p.a. Salze gelöst:

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1.00 g
KNO_3	0.25 g
KH_2PO_4	0.25 g
MgCl_2	0.25 g
KCl	0.12 g
Na_2SO_4	0.13 g
1 Tropfen $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ -Lösung (5%)	

Dazu kam bei Kürbis, Gurken und Sonnenblumen je Liter 1 Tropfen A-Z Lösung nach Hoagland (jedoch ohne Mangan). Beim Hafer konnte diese Zugabe unterbleiben, da hier während der kurzen Zeit der Versuchsdauer die Reservestoffe des Samens für das Wachstum völlig ausreichten.

Die Kontrollen wuchsen jeweils ohne Mangan, während den übrigen Pflanzen zu der Nährlösung Mangan als Mangansulfat ($\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) zugesetzt wurde. Die Konzentrationen der Lösungen waren zwischen 10^{-2}n und 10^{-6}n . In Vorversuchen wurde ermittelt, welche Konzentrationen sich für die einzelnen Pflanzen als günstig erwiesen und welche schädigende Wirkungen zeigten. Für Hafer kamen 10^{-2} bis 10^{-4}n Lösungen zur Anwendung, für Gurken und Kürbisse 10^{-4} bis 10^{-6}n , für Sonnenblumen 10^{-3} bis 10^{-5}n .

Alle Pflanzen standen in einer Lichtkammer mit 12-stündigem Tag- und Nachtrhythmus. Als Lichtquelle dienten Sätze von Philips-Tageslichtleuchtstoffröhren mit einer Intensität von 5000 Lux in der durchschnittlichen Höhe der Vegetationsorgane. Die Temperatur lag zwischen 18 und 22°C .

Die Haferpflanzen wurden 14 Tage in der Nährlösung belassen, Gurken und Kürbisse 26-28 Tage, Sonnenblumen 23-24 Tage. Bei allen Pflanzen traten bei dem zur Analyse kommenden Zeitpunkt bei hoher Mangankonzentration sehr deutliche Schädigungen auf, so daß also die Wirkung des Mangans auf den pflanzlichen Organismus in jedem Falle schon festzustellen war. Die Unter-

suchungsergebnisse konnten ohne Bedenken miteinander verglichen werden, da die Probenahme immer gleichzeitig erfolgte.

Für die Analyse der Pigmente genügten je 3 g frische Blätter. Bei den Gurken, Kürbissen und Sonnenblumen wurden Kotyledonen und Blätter gemeinsam untersucht, jeweils im selben Mengenverhältnis (1 g Kotyledonen, 2 g Blätter). Wegen der Größe der Kürbisblätter wurden Blattausschnitte von 2 cm Durchmesser mit dem Korkbohrer ausgestanzt, bei den anderen Pflanzen jeweils Blätter von mindestens 5 Pflanzen verwendet, um einen guten Durchschnittswert zu erzielen.

Die Zerkleinerung der Blätter erfolgte im Mixer, als Extraktionsmittel diente ein Benzin-Aceton-Gemisch im Verhältnis 1 : 4 (Methode von HAGER, 1957). Die so erhaltene Lösung wurde nun durch eine Filternutsche abgossen, die auf dem Filter zurückbleibenden Blattreste waren farblos. Nach Überführung des Extraktes in einen Scheidetrichter, der mit 10%iger NaCl-Lösung gefüllt war, konnte die Benzinphase, die alle Blattpigmente enthält, von der unteren Acetonphase, die verworfen wird, getrennt werden. Der so erhaltene Blattextrakt wurde auf 75 ccm aufgefüllt, davon 8 ccm auf der Stärkesäule chromatographiert. Das Entwicklergemisch war nach den Angaben von HAGER folgendermaßen zusammengesetzt (in Volumen-Einheiten): Benzin 60, Benzol 35, Chloroform 1.25, Aceton 0.55, Isopropanol 0.06. Die mit Äther eluierten Pigmente sind danach auf 30 ccm eingeengt worden und kamen im Lange-Universal-Kolorimeter zur Messung.

Zur Aufstellung einer Eichkurve wurden 6 g Blattmaterial in der gewöhnlichen Weise extrahiert, getrennt und auf 30 ccm eingeengt. Mit dem Lange-Universal-Kolorimeter wird der Extinktionswert gemessen und gleich 100 gesetzt. Von diesem Ausgangswert wird eine Verdünnungsreihe aufgestellt (s. Abb. 5-6; S. 20).

Für die Messung von Chlorophyll a und b wurde ein Rotfilter (Lichtdurchlässigkeit 600-800 m μ), für Carotin und Xanthophyll

ein Blaufilter (Lichtdurchlässigkeit 400-500 m μ) verwendet, das dem Kolorimeter beigegeben war.

Auch für die Bestimmung der reduzierenden Zucker erwies sich eine Aufarbeitung des Materials im Mixer als günstig. Hierzu wurden 3 g frische Blätter bei Zugabe von 100 ml Wasser zerkleinert. Nach Abzentrifugieren der Zellulosebestandteile wurde von der überstehenden Flüssigkeit 1 ml entnommen und nach der Methode von Polin-Wu zunächst 2 ml alkalische Kupfersulfatlösung zugegeben, die Lösung 6-7 Minuten im Wasserbad erhitzt und nach Abkühlung mit 2 ml Molybdatphosphatlösung versetzt. Die dabei entstehende Blaufärbung (die Lösung wurde noch mit Wasser auf insgesamt 25 ml verdünnt) ließ sich im Lange-Kolorimeter bei Verwendung des Rotfilters messen. An Hand der aufgestellten Eichkurve konnte der Anteil der reduzierenden Zucker in den unterschiedlich behandelten Pflanzen festgestellt werden.

Für die Eichkurve gelangten 20 mg Glucose in 100 ml Wasser zur Einwaage. Davon wurde 1 ml entnommen und in der oben beschriebenen Weise die Reaktion durchgeführt. Die Lösung und die aufgestellten Verdünnungsreihen maßen wir, ebenso wie bei den Analysen, gegen einen Blindwert des reinen Pflanzenextraktes, der durch Flavone schwach gelblich gefärbt war.

Zur Bestimmung des ursprünglichen Gehaltes an Mangan wurden die Samen verascht und dann nach der Methode von Jones-Leeper das Mangan bestimmt. Durch Oxydation mit Ammoniumperoxydisulfat kam es zur Bildung von Kaliumpermanganat und damit zu einer Violettfärbung, die im Lange-Universal-Kolorimeter mit Grünfilter gemessen werden konnte. Mit Hilfe einer Eichkurve ließ sich der entsprechende Mangan Gehalt ermitteln. Als Stammlösung für die Eichkurve wurde 20 mg Kaliumpermanganat in 100 ml Wasser gelöst und dann eine Verdünnungsreihe aufgestellt.

C. Versuchsergebnisse

I. Manganbestimmung in Samen

Über den Gehalt an Mangan in pflanzlichen Aschen liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor. Die Werte schwanken bei den einzelnen Pflanzen sehr stark. Diese Unterschiede lassen sich z.T. aus den unterschiedlichen Bodenverhältnissen erklären (OLSEN, 1934; RADEMACHER, 1952). GÜTTLER (1941) stellte fest, daß bei Zugabe von Mn_2O_3 , trotz dessen relativ schweren Löslichkeit, die so behandelten Pflanzen eine Zunahme des Mangangehaltes aufwiesen gegenüber den Pflanzen, die nicht zusätzlich mit Mangan versorgt wurden. Nach seinen Untersuchungen erwiesen sich Caryophyllaceen, Ranunculaceen und Oxalidaceen als besonders manganreich, während Crucifereen und Compositen einen niedrigen Mangangehalt aufwiesen. Da es sich hier um wildwachsende Pflanzen handelt, dürfen diese Ergebnisse aber sicher nicht ohne weiteres mit den Kulturformen verglichen werden. RADEMACHER (1952) weist darauf hin, daß Mangan in allen untersuchten höheren und auch in zahlreichen niederen Pflanzen gefunden wurde, daß aber der Gehalt sehr stark variiert, von kaum meßbaren Spuren bis zu mehr als 6 g pro kg Trockensubstanz. Neuere Untersuchungen von BERTRAND und SILBERSTEIN (1958) konnten frühere Ergebnisse bestätigen. Bei Gramineen, Ranunculaceen und Caryophyllaceen fanden sich Mangangehalte von 82-125 ppm., während Cruciferen mit 46 ppm. in der Trockensubstanz, entsprechend den Ergebnissen von GÜTTLER, sich durch einen äußerst niederen Mangangehalt auszeichneten.

Da in den vegetativen Teilen der Pflanzen überall Mangan nachgewiesen werden konnte, wurden auch die Samen auf dieses Element hin untersucht. BERTRAND und ROSENBLATT (1928) konnten feststellen, daß die Samen gegenüber den übrigen Pflanzenteilen einen höheren Gehalt an Mangan besitzen. Nach Aschen-

analysen von BISHOP (1928) erwiesen sich die chemisch aktivsten Pflanzenteile, nämlich die Fortpflanzungsorgane, am manganreichsten.

Mc HARGUE (1923) stellte fest, daß verschiedene Hafersorten sehr unterschiedliche Mangangehalte aufzeigen, zwischen 0.0034 und 0.0078 % (bezogen auf Trockengewicht).

Neuere Untersuchungen über Mangangehalte der Samen finden sich bei BERTRAND und SILBERSTEIN (1953), die bei Cruciferen im Mittel 25.3 mg, bei Papilionaceen 26.0 mg und bei Labiatischen 31.0 mg/kg Trockensubstanz feststellten.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Samen der zu den Versuchen verwendeten Pflanzen Hafer, Gurke, Kürbis und Sonnenblumen auf ihren Mangangehalt untersucht, und zwar Samen und Samenschale gemeinsam.

Nach dem Veraschen lag bei Hafer und Sonnenblumen ein weißes Pulver vor, die bei 1000°C im Muffelofen geglühten Manganoxyde ließen sich leicht in verdünnter Salzsäure lösen. Gurken und Kürbisse gaben nach dem Veraschen eine grünliche Schmelze (die grüne Farbe ließ schon auf das Vorhandensein von Mangan schließen), die nur durch Kochen des Tiegels in verdünnter Salzsäure herausgelöst werden konnte. Die gelösten Oxyde wurden bis zur Trockne eingedampft, die restliche Salzsäure mit konz. Schwefelsäure abgeraucht, nochmals bis zur Trockne eingedampft und die nun entstandenen Sulfate in Wasser gelöst und mit Ammoniumperoxydisulfat versetzt.

Jede Analyse wurde dreimal durchgeführt und aus den erhaltenen Werten das Mittel errechnet.

Ergebnisse:

Pflanze	Mangangehalt der Samen in %
Hafer	0.0045 (bezogen auf Trockengewicht)
Gurke	0.0039 (bezogen auf fettfreies Tr.G.)
Kürbis	0.0044 (" " " ")
Sonnenblumen	0.0022 (" " " ")

Die enge Wechselbeziehung zwischen Mangan und Eisen im pflanzlichen Organismus ließ auch eine Eisenbestimmung in den Pflanzen notwendig erscheinen. Dazu wurden die Blätter von Sonnenblumen, die bei verschiedener Mangankonzentration gewachsen waren, mit konz. Schwefelsäure und Bromwasser versetzt (nach ERKAMA, 1947). Nach Abfiltrieren und Auswaschen des Niederschlages mit Salpetersäure wurde Ammoniumrhodanidlösung zugegeben. Es trat bei allen Proben eine gleichstarke Rotfärbung auf, hervorgerufen durch die Bildung des Eisenrhodanidkomplexes. Da sich keine Unterschiede ergaben, wurden die Gehalte nicht näher untersucht.

II. Verhalten der Versuchspflanzen bei verschiedener Mangankonzentration

Aus den obigen Werten ist zu ersehen, daß die untersuchten Pflanzen beträchtliche Mengen Mangan in ihren Samen enthalten. Diese Reserven reichen nach Mc HARGUE (1922, 1923, 1926) aus, um mindestens für die ersten sechs Wochen ein normales Wachstum zu gewährleisten. Nach VIRTANEN und HAUSEN (1940/41) tritt eine Verarmung an Spurenelementen erst dann ein, wenn die Samen der Pflanzen aus einer Nährlösung ohne Spurenelementzugabe verwendet werden.

Innerhalb der Versuchsdauer von 3-4 Wochen traten die Mangelsymptome noch nicht voll in Erscheinung, während die deutliche Wirkung einer Manganschädigung bei hoher Zufuhr dieses

Elements überall schon ausgeprägt zur Geltung kam. Es ist schon wiederholt festgestellt worden, daß geringe Mangangaben Wachstumsstimulierungen bewirken, während größere Mengen sich als giftig erweisen. (BRENCHLEY, 1914; SCHARRE und SCHROPP, 1934; AHMED und TWYMAN, 1953; WILLIAMS und VIAMIS, 1957). Nach BUSCHER (1958) sind Manganmangel und Manganüberschuß deutlich voneinander zu unterscheiden. Manganmangel verursacht zuerst eine Schädigung jüngerer Pflanzenteile, während Manganüberschuß zuerst eine Schädigung älterer Pflanzenteile bewirkt.

Von besonderer Wichtigkeit ist hierbei die Tatsache, daß sich die einzelnen Pflanzenarten gegenüber den zugefügten Mangangaben sehr unterschiedlich verhalten. So machten LOEW und Mitarbeiter (zitiert aus KELLEY, 1914) die Beobachtung, daß die Konzentration, die für das Wachstum von Reis günstig ist, sich für die Gerste als giftig herausstellte.

Mc HARGUE (1923) wies nach, daß Leguminosen für Manganmangel viel empfindlicher sind als Nichtleguminosen. OLSEN (1936) setzte zu Wasserkulturen von *Lemna polyrrhiza* 0,5 mg Mn/l zu und bekam Schädigungen. Es ist anzunehmen, daß bei diesen Wasserpflanzen das Mangan viel unmittelbarer aus der Nährlösung auf die Vegetationsorgane wirkt als bei Landpflanzen. Bei *Hordeum distichum* und *Sinapis alba* war bei einer Zugabe von 2,5 mg/l noch kein toxischer Effekt zu bemerken; bei *Zea mays* wurde das Wachstum noch bis zu einer Konzentration von 50 mg/l gefördert, Wachstumshemmung trat erst bei einer Konzentration von 250 mg/l auf.

LÖHNIS (1951) stellte fest, daß *Vicia sativa* und *Medicago sativa* bei 5 mg Mn/l sehr charakteristische Zeichen einer Schädigung aufwiesen, während z.B. Erbsen bei 10 und 15 mg Mn/l noch sehr gut gediehen.

JONES (1957) konnte zeigen, daß Wicke und Roggen bei steigenden Mangangaben mehr Mangan aufnahmen als Hafer, was nach seiner Ansicht auf verschieden absorbierende Mechanismen an der Oberfläche der Wurzel zurückzuführen ist.

In den hier durchgeführten Versuchen zeigte sich, daß Hafer die höchsten Manganmengen vertrug. Die optimale Konzentration lag bei $10^{-4}n$, eine starke Schädigung trat erst nach Ablauf von 10-12 Tagen bei $10^{-2}n$ Lösung auf. Diese Pflanzen zeichneten sich durch deutlich verminderten Wuchs aus, die Blattspitzen waren gelb bis braun und starben nach einiger Zeit ganz ab. Bei den übrigen Pflanzen, die ohne Mangan gezogen wurden, waren keine Unterschiede im Wachstum zu bemerken. SCHARRER und SCHROPP (1934) haben bei ihren Sandkulturversuchen mit Hafer bei einer Zugabe von 10.0 Milliäquivalent Mangansulfat, was einer $10^{-2}n$ Lösung entspricht, ebenfalls eine deutliche Verminderung des Wachstums feststellen können.

Am empfindlichsten gegen hohe Mangankonzentrationen erwiesen sich die Gurken und Kürbisse. Hier zeigte sich, daß die Pflanzen schon bei einer Konzentration von $10^{-4}n$ Manganolösung (die für die Haferpflanzen das Optimum dargestellt hatte) sehr schwer geschädigt wurden. Die ersten Anzeichen dafür waren schon nach 14 Tagen bemerkbar. Die Empfindlichkeit zeigte sich aber im weiteren Verlauf der Versuchsperiode noch viel deutlicher. Die ganze Pflanze war im Wuchs äußerst gehemmt, das Wurzelwachstum vermindert, die Kotyledonen vertrocknet und die Blätter sehr klein und gelblich. Die Pflanzen, die ohne Mangan gezogen wurden, zeigten etwas schwächeres Grün als die bei einer Konzentration von 10^{-6} und $10^{-5}n$ Manganolösung gewachsenen. Vergleicht man die durchschnittlichen Blattflächen in cm^2 , so sieht man zwischen denen ohne Mangan und den bei 10^{-6} und $10^{-5}n$ Lösung gewachsenen keinen deutlichen Unterschied (siehe Tabelle 1), bei der Konzentration von $10^{-4}n$ zeigt sich dagegen sehr deutlich eine Verminderung der Blattfläche. Die Ausmessung erfolgte zur gleichen Zeit, zu der auch die Analysen durchgeführt wurden, also nach 26-28 Tagen.

Tabelle 1: Gurke

Art der Ernährung	durchschnittl. Blattfläche/ Pflanze in cm ²	Prozent
ohne Mn	6.2	100
10 ⁻⁶ n Mn	6.7	108
10 ⁻⁵ n Mn	6.3	102
10 ⁻⁴ n Mn	2.9	47

Die Kürbisse zeigten sehr ähnliche Reaktionen auf die Manganzugaben (siehe Tabelle 2). Auch bei ihnen erwies sich eine Konzentration von 10⁻⁴n Lösung als sehr stark schädigend. Das ähnliche Verhalten ist wohl darauf zurückzuführen, daß beide Pflanzen derselben Familie angehören.

Tabelle 2: Kürbis

Art der Ernährung	durchschnittl. Blattfläche/ Pflanze in cm ²	Prozent
ohne Mn	17.7	100
10 ⁻⁶ n Mn	18.3	103
10 ⁻⁵ n Mn	17.2	97
10 ⁻⁴ n Mn	7.6	43

Bei den recht verkümmerten Pflanzen in 10⁻⁴n Manganlösung waren die Blätter wie bei den Gurken sehr klein und von gelblichem Aussehen und die Kotyledonen ganz vertrocknet. Bei den übrigen Pflanzen konnten dem Aussehen nach keine deutlichen Unterschiede festgestellt werden.

Die Sonnenblumen erwiesen sich in ihrem Verhalten gegenüber hohen Mangangaben etwas weniger empfindlich (siehe Tabelle 3). Sie vertrugen noch eine Konzentration von 10⁻⁴n Lösung ohne deutliche Schädigung, wenn auch die Blätter bereits eine schwache Verfärbung ins Gelbliche erkennen ließen. Bei einer

Konzentration von 10^{-3} n Lösung kamen die toxischen Wirkungen jedoch voll zur Geltung, was sich an der stärkeren Gelbfärbung der Blätter zeigte. Die Gelbfärbung war am stärksten am Blattgrund und nahm gegen die Spitze des Blattes zu etwas ab, wo noch häufig eine grüne Färbung zu bemerken war.

Wurden die Pflanzen, die in 10^{-3} n Manganlösung gewachsen waren, mit einer 0.05%igen Eisencitratlösung besprüht (auf das Verfahren wird an anderer Stelle noch näher eingegangen werden), so entwickelten sie eine normale grüne Farbe.^{x)}

Das Ausmessen der Blattflächen erfolgte nach 23-24 Tagen.

Tabelle 3: Sonnenblume

Art der Ernährung	durchschnittl. Blattfläche/ Pflanze in cm ²	Prozent
ohne Mn	2.7	100
10^{-5} n Mn	3.0	111
10^{-4} n Mn	2.8	100
10^{-3} n Mn ohne Fe ^{x)}	2.4	89
10^{-3} n Mn mit Fe	2.6	96

Die Verminderung der Blattfläche bei der schädlichen Konzentration war in diesem Falle gegenüber den ungeschädigten Pflanzen nicht so deutlich ausgeprägt. Es konnten jedoch an Hand von mikroskopischen Untersuchungen Unterschiede im anatomischen Bau der Blätter festgestellt werden. Die Palisadenzellen waren im Verhältnis zu den gesunden Blättern fast um die Hälfte kleiner, während die Größe der Schwammparenchymzellen kaum verändert war. Die geschädigten Pflanzen ließen auch eine geringere Anzahl von Chloroplasten erkennen. Diese waren außerdem bedeutend kleiner als bei den Normalpflanzen und zeigten eine wesentlich hel-

^{x)} vgl. dazu S. 19

lere Färbung. Bei der Untersuchung der Epidermis konnten keine Unterschiede hinsichtlich der Größe der Zellen oder der Spaltöffnungen festgestellt werden (s. Abb. 3 und 4).

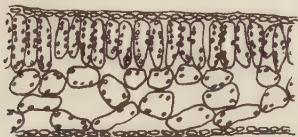


Abb. 3: Kontrolle

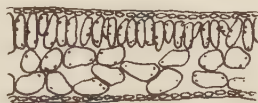


Abb. 4: $10^{-3}n$ Mn

(gleicher Maßstab)

STRUCKMEYER und BERGER (1950) beobachteten an Blättern von Kartoffeln, die bei hoher Mangankonzentration gezogen wurden, eine Kollabierung der Zellen zu einer dunklen Masse. Diese Symptome traten nach einer Versuchsdauer von 45 Tagen auf. Bei den hier untersuchten Sonnenblumenpflanzen war die Schädigung noch nicht so stark ausgeprägt, wahrscheinlich bedingt durch die relative Kürze der Versuchsdauer (24 Tage).

BUSSLIER (1958) stellte am behaarten Hypokotyl, an den Blattstielen und Blättern von Gartenbohnen und Sonnenblumen makroskopisch sichtbare braune bis schwarze Pünktchen fest. Bei einer Vergrößerung im Mikroskop zeigte sich, daß es sich um in den Epidermiszellen, besonders in den Haarfußzellen, ausgeschiedenes MnO_2 handelt, was durch mikrochemische Reaktion nachgewiesen werden konnte. Die Toleranz höherer Pflanzen gegenüber hohen Mangangaben ist seiner Ansicht nach darauf zurückzuführen, daß das Mangan zu dem physiologisch unwirksamen MnO_2 oxydiert und in nicht assimilierenden Zellen abgelagert wird.

Diese schwarzen Pünktchen an den Blättern traten auch hier bei den Sonnenblumen, die in $10^{-3}n$ Manganlösung gewachsen waren, makroskopisch sichtbar auf und konnten unter dem

Mikroskop als braune Ablagerungen an den Haarfußzellen identifiziert werden. Daß es sich um Mangan handelt, wurde mit der Oxydationsschmelze, wie sie auch BUSSLER durchgeführt hat, bewiesen. Es wurde ungefähr 10 mm^2 Epidermis abgezogen und mit einem Gemisch von Na_2CO_3 und KNO_3 solange geschmolzen, bis alle Kohleteilchen verbrannt waren; die Schmelze färbte sich durch die Anwesenheit von Mangan grün. Obwohl diese Pflanzen MnO_2 -Ablagerungen in den Zellen zeigten, war bei dieser hohen Konzentration die Giftwirkung des Mangans nicht auszuschalten (dies scheint doch nur innerhalb gewisser Grenzen möglich zu sein), wie sich auch aus den durchgeführten Pigmentanalysen ergab, die in der Folge beschrieben werden.

Bei den Sonnenblumen, die in 10^{-3} n Mangankonzentration und zusätzlicher Eisengabe gewachsen waren, zeigten sich ebenfalls schwarze Pünktchen auf den sonst nicht geschädigten grünen Blättern, und die Oxydationsschmelze ergab eine starke Grünfärbung.

III. Abhängigkeit der Chlorophyll-, Carotin- und Xanthophyllbildung von der Manganzufuhr

Als eine der auffälligsten Erscheinungen des Manganmangels sind allgemein die Chlorosen bekannt (Mc HARGUE, 1922; Mc LEAN und GILBERT, 1925; SAMUEL und PIPER, 1929). Die Symptome dieser Krankheit sind vielfach beschrieben worden, doch sind wenig quantitative Messungen der Blattpigmentgehalte in Mangelpflanzen und solchen, denen Mangan in verschiedenen Konzentrationen zugefügt wurde, gemacht worden. BUKATSCH (1942) stellte fest, daß in Haferpflanzen bei

Manganzugaben von 0.4 bis 2.0 mg $MnCl_2$ /l der Blattpigmentgehalt ansteigt. FRIEDRICHSEN (1944) beobachtete, daß Spinatpflanzen in manganfreier Nährlösung zwischen dem 10. und 15. Tag nach dem Ansetzen ein helles Grün der Blätter zeigten. Manganzugaben von 2.5 g Mn/l bis zu 50 g Mn/l hatten erhöhte Chlorophyllbildung zur Folge, eine Zugabe von 270 g Mn/l brachte aber keine weitere Steigerung mehr.

ERKAMA (1944) führte bei Erbsenpflanzen, die in vollständiger Nährlösung sowie in Mangelkultur gewachsen waren, Pigmentanalysen durch und konnte nachweisen, daß bei den Versuchspflanzen in Mangelkultur die Menge des Chlorophylls a und b und in noch ausgeprägterem Maße die des Carotins und Xanthophylls gesunken war. Ähnliche Ergebnisse hatten schon früher Mc LEAN und GILBERT (1925) mitteilen können. Sie beobachteten an Spinat, der auf stark gekalkten Böden gewachsen war (vermutliche Festlegung des Mangans infolge Bodenalkalität), gelbe chlorotische Blätter und kümmerliches Wachstum; wurde Mangan zugegeben, so zeigten die geschädigten Pflanzen schon nach kurzer Zeit eine normale grüne Farbe und gutes Wachstum. Eine Zugabe von Eisensalzen konnte keine Beseitigung der Schäden bewirken.

BURGER und HAUGE (1951) stellten bei ihren Untersuchungen an Feldkulturen von Hafer, Weizen, Mais und Sojabohnen fest, daß mit einer Manganzugabe bei Manganmangel eine Erhöhung des Carotingehaltes der Blätter erreicht wurde. War der Manganmangel behoben, so konnten zusätzliche Mengen von Mangan keine weitere Stimulierung auf die Bildung von Carotin auslösen. Dagegen behauptet GOODWIN (1952) auf Grund von Literaturstudien verschiedener Autoren (LYON, BEESON and ELLIS u.a.), daß Mangan auf die Carotinoidsynthese keinen Einfluß ausübt.

In der vorliegenden Arbeit wurden Pigmentanalysen, bezogen auf Frischgewicht, an Hafer, Gurke, Kürbis und Sonnenblumen durchgeführt. Für die Auswertung der Ergebnisse wurden die der Extinktion entsprechenden Werte aus der Eichkurve ab-

gelesen und die Anteile der einzelnen Komponenten ermittelt. Die Kurvenpunkte stellen jeweils die Mittelwerte aus 10 Einzelbestimmungen dar.

Hafer: Hier erwies sich eine Konzentration einer 10^{-4} n Manganlösung als Optimum. Die Produktion von Chlorophyll a wurde gegenüber der Kontrolle ohne Mangan um 7.5% gesteigert, die von Chlorophyll b um 4.5%, bei Xanthophyll betrug der Anstieg 10% und bei Carotin 6%. Die nächsthöhere Konzentration einer 10^{-3} n Lösung hatte bereits einen Abfall der Kurve zur Folge, der bei einer 10^{-2} n Lösung noch viel deutlicher ausgeprägt war. Hier betrug die Abnahme bei Chlorophyll a gegenüber den unbehandelten Pflanzen 5.5%, bei Chlorophyll b 6.5%, bei Xanthophyll 4% und bei Carotin 5% (s. Abb. 9).

Gurke: Das Optimum lag hier bei einer Konzentration von 10^{-6} n in der Lösung. Im Kurvenverlauf zeigt sich ein deutlicherer Unterschied gegenüber den Pflanzen ohne Manganzugabe als beim Hafer, sie scheinen also auf das Fehlen von Mangan noch empfindlicher zu reagieren als der Hafer. (Nach RHEINHOLD und HAUSRATH (1941) wirkt sich Manganmangel auch im verminderten Ertrag der Gurkenpflanzen aus)^{x)}. Der prozentuale Anstieg gegenüber der Kontrolle ohne Mangan betrug bei Chlorophyll a 15%, bei Chlorophyll b 8%, bei Xanthophyll 7.5% und bei Carotin 14.5%. Die nächsthöhere Konzentration von 10^{-5} n Lösung führte schon wieder zu einem Abfall der Kurve, jedoch liegen die Werte immer noch höher als bei den Pflanzen, denen gar kein Mangan zugesetzt wurde (s. Abb. 10). Bei einer Konzentration von 10^{-4} n in der Lösung, die für den Hafer das Optimum darstellte, ist die Schädigung bereits so stark, daß wegen des geringen Blattertrages gar keine Analysen mehr durchgeführt werden konnten.

Kürbis: Bei den Kürbispflanzen lag das Optimum bei derselben Konzentration wie bei den Gurken, doch waren die Unterschiede etwas schwächer ausgeprägt. Chlorophyll a war um 11%

x) Der Ausgangs Mn-Gehalt ist bei den Gurken geringer als bei Hafer.

angestiegen, Chlorophyll b um 6.5%, Xanthophyll um 7%, Carotin um 5.5%. Die Konzentration $10^{-5}n$ führte auch hier zu einem Abfall der Kurve, doch war der Gehalt an den Pigmenten immer noch größer als bei den Mangelpflanzen, mit Ausnahme von Xanthophyll (s. Abb. 11). Eine $10^{-4}n$ Lösung führte zu so starker Schädigung, daß keine Analyse mehr möglich war.

Sonnenblumen: Die Pflanzen, die bei der Optimumskonzentration einer $10^{-5}n$ Lösung gewachsen waren, hatten 6.5% mehr Chlorophyll a, 6.5% mehr Chlorophyll b, 6.0% mehr Xanthophyll und 8.5% mehr Carotin als die Mangelpflanzen. Eine Konzentration von $10^{-4}n$ Mangan führte zu einem Abfall der Kurve; die Konzentration von $10^{-3}n$ hatte eine noch stärkere Verminderung der Pigmente zur Folge. Die Blätter dieser Pflanzen waren jedoch nicht so geschädigt, daß keine Analyse mehr hätte durchgeführt werden können. Die Abnahme gegenüber den Kontrollpflanzen betrug bei Chlorophyll a 20.5%, bei Chlorophyll b 15%, bei Xanthophyll 13% und bei Carotin 15% (s. Abb. 12a).

Wurden die Blätter der Sonnenblumen, die in $10^{-3}n$ Lösung gewachsen waren, nach 8 Tagen, wenn noch keine ausgeprägte Schädigung sichtbar war, mit 0.05%iger Eisencitratlösung besprüht, so entwickelten die Pflanzen eine normale grüne Farbe und die Analyse der Pigmente ergab, daß nicht nur der Gehalt an Chlorophyll a und b anstieg, sondern auch die gelben Pigmente Carotin und Xanthophyll, die bei übermäßiger Mangankonzentration auch geschädigt waren, wieder normal aufgebaut wurden (s. Abb. 12b).

Diese Düngung durch das Blatt setzt voraus, daß die Pflanzen in der Lage sind, durch ihre oberirdischen Organe Nährstoffe aufzunehmen. Mit Hilfe radioaktiver Isotope konnte von WITTEW und LUNDALL (1951) und ASEN, WITTEW und HINSVARK (1953) nachgewiesen werden, daß die betreffenden Elemente durch die Epidermis in das Blattinnere eintreten und dann innerhalb des Pflanzenkörpers in kurzer Zeit umgewan-

(Forts. S. 29)

Abb. 5: Eichkurve für Chlorophyll a

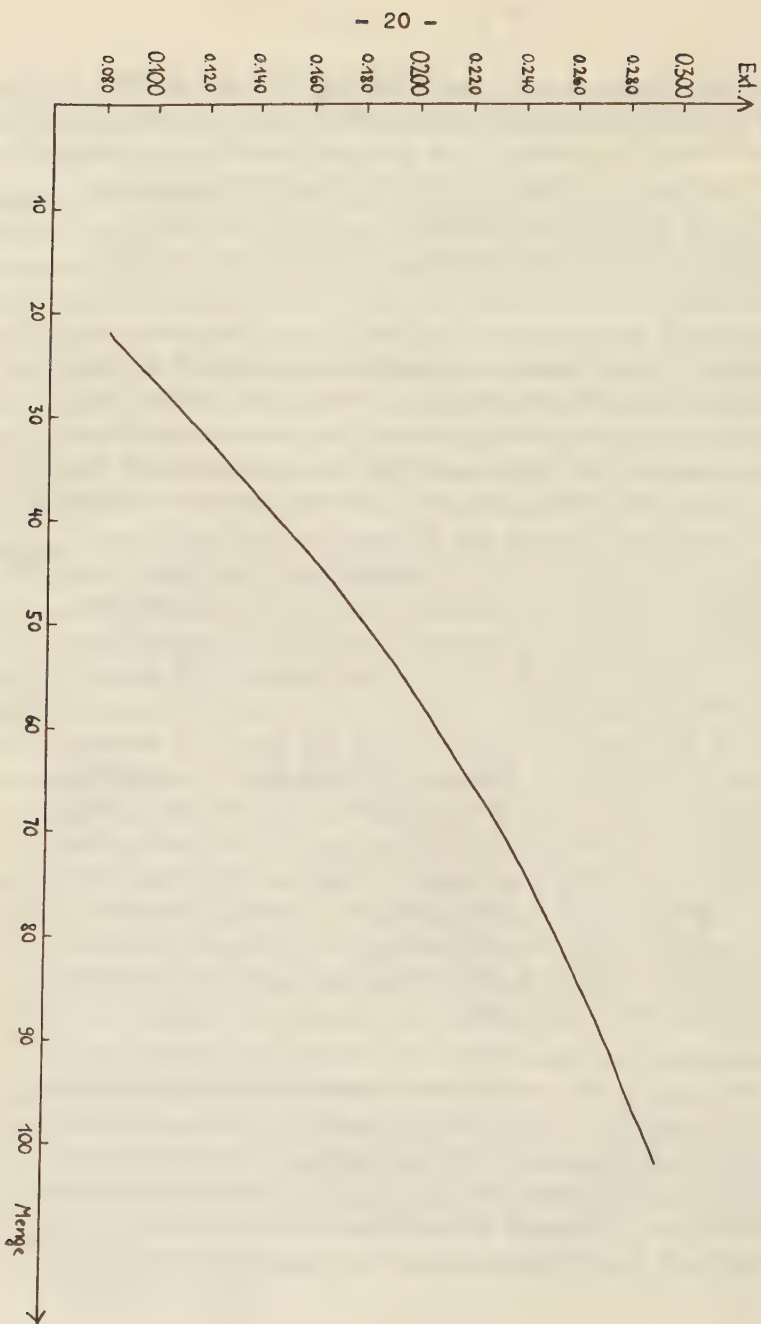


Abb. 6: Eichkurve für Chlorophyll b

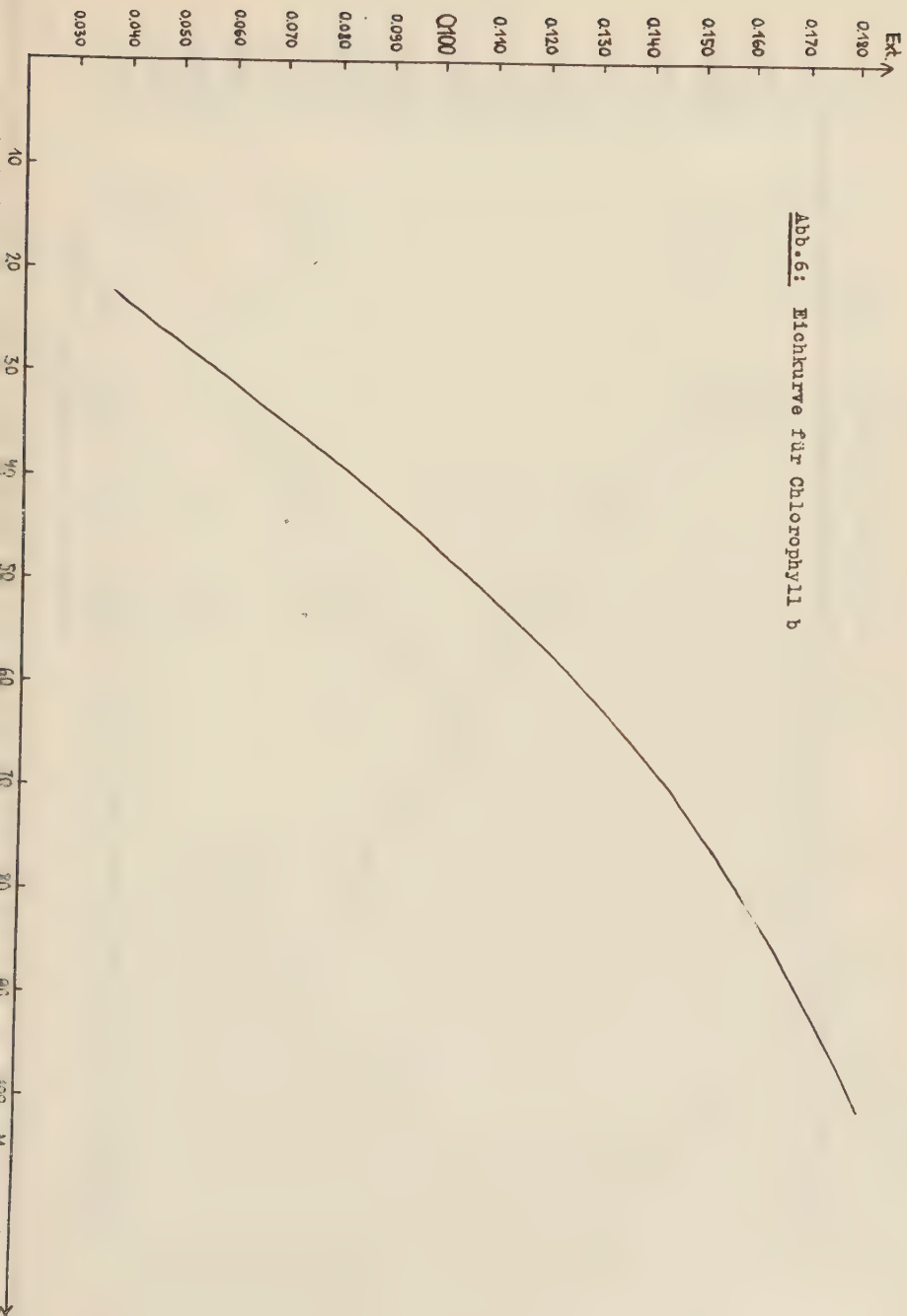


Abb. 7: Eichkurve für Xanthophyll

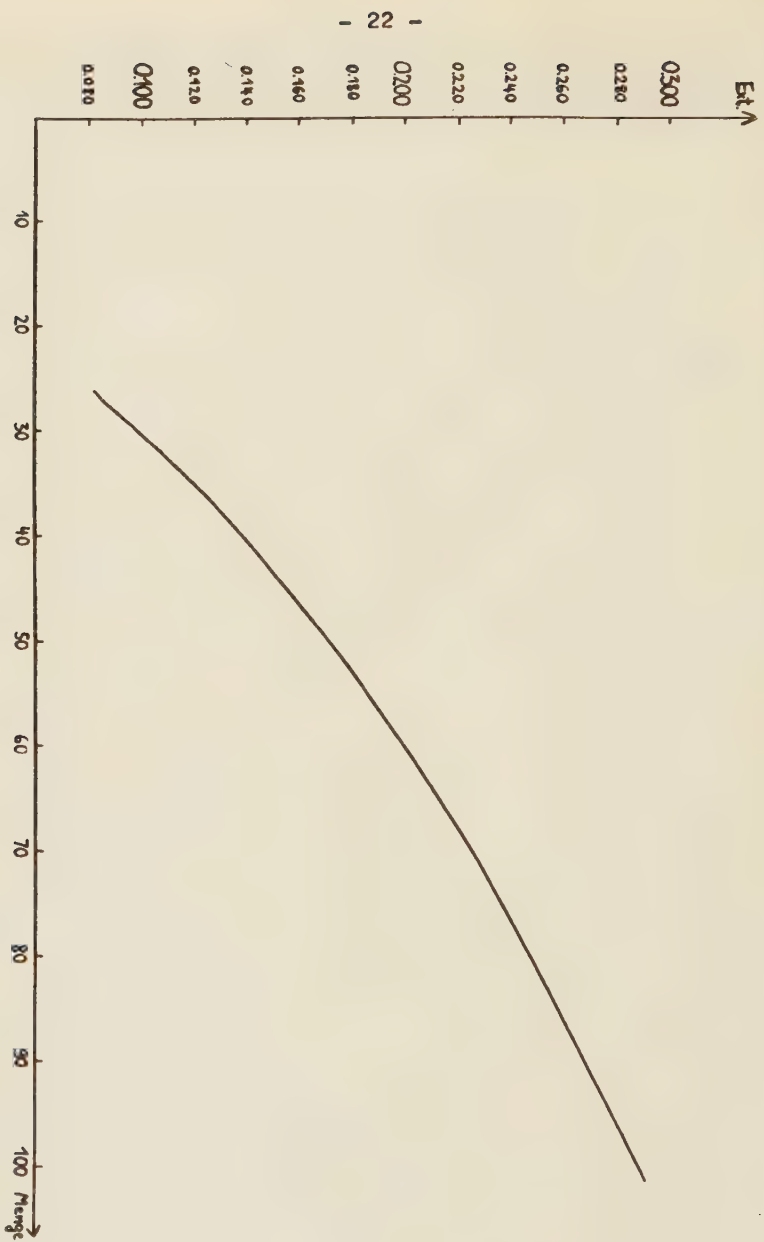


Abb. 3: Eichkurve für Carotin

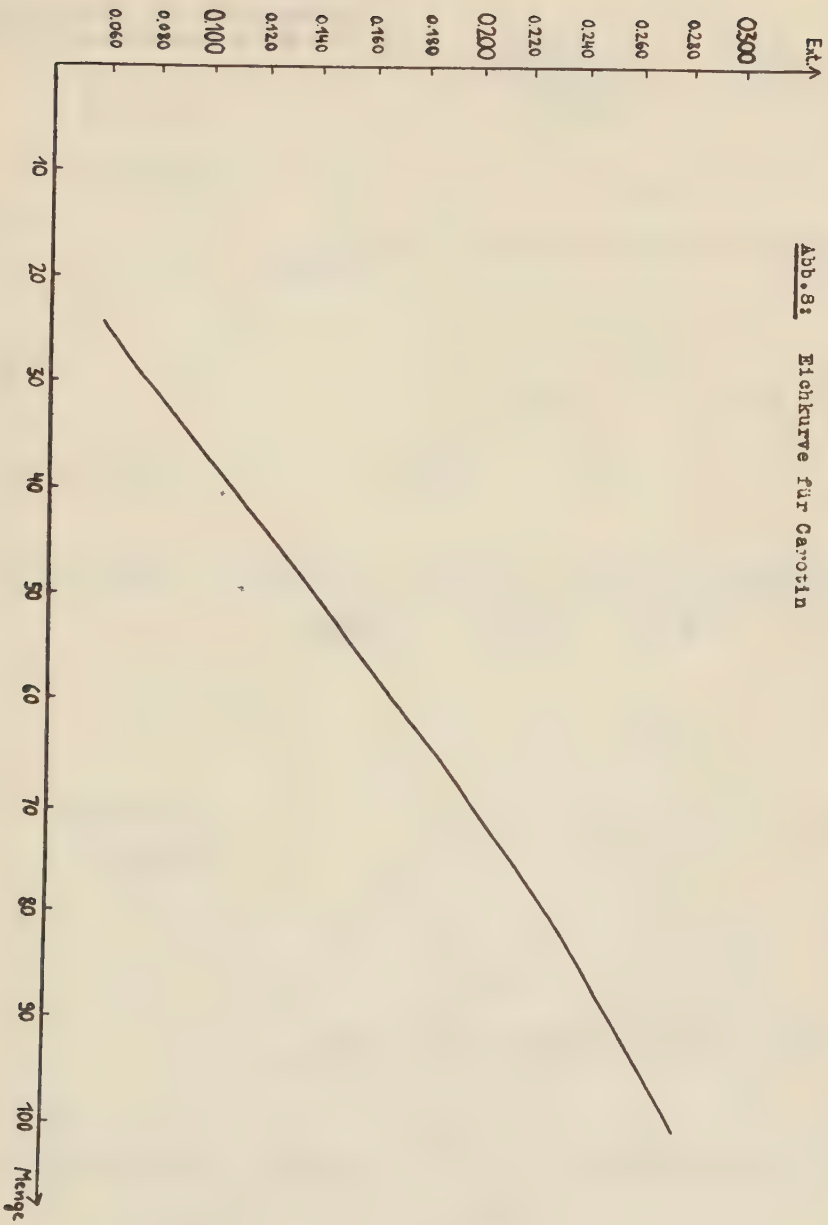
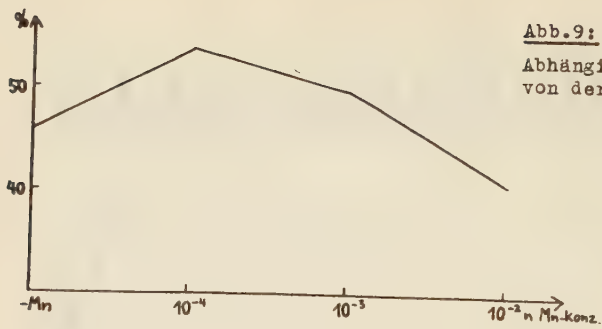
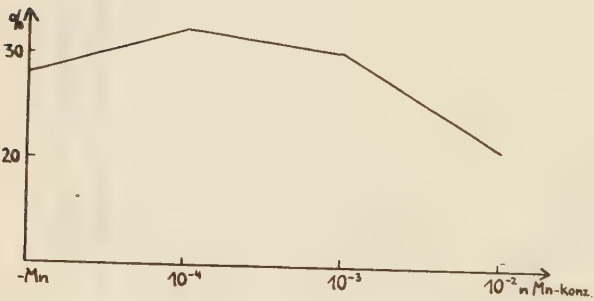


Abb.9:

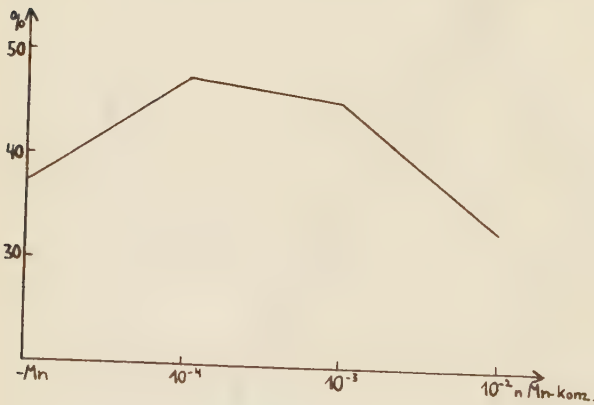
Abhängigkeit der Pigmentbildung
von der Manganzufuhr bei Hafer



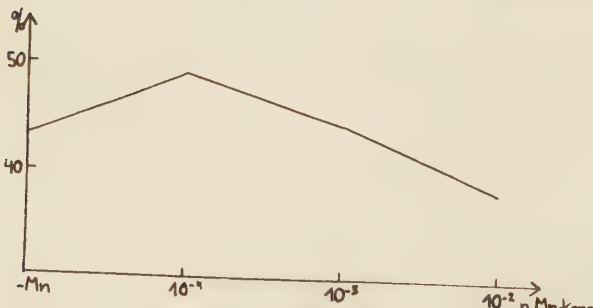
Chlorophyll a



Chlorophyll b



Xanthophyll

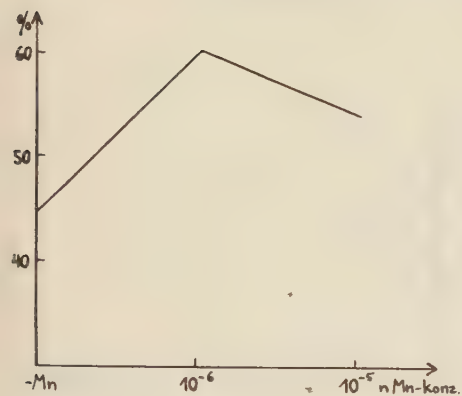


Carotin

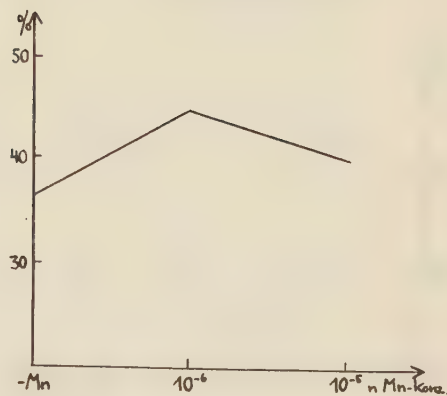
Abb. 10:

Abhängigkeit der Pigment-
bildung von der Manganzufuhr
bei Gurke

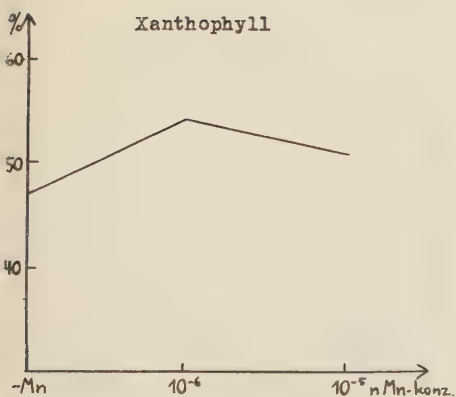
Chlorophyll a



Chlorophyll b



Xanthophyll



Carotin

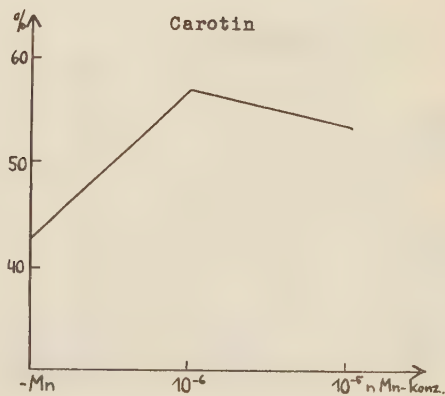
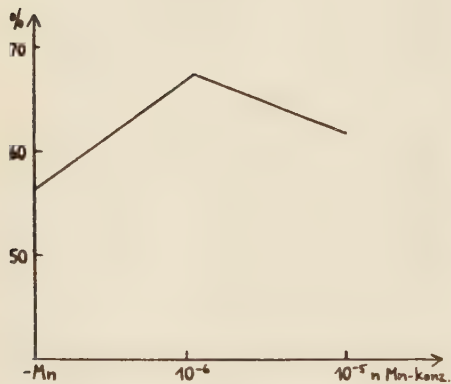
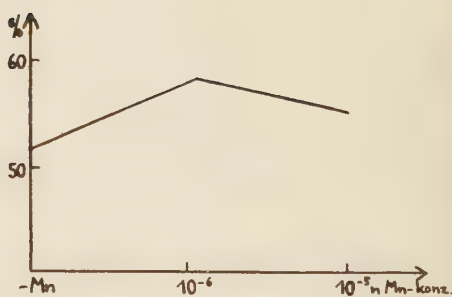


Abb.11: Abhängigkeit der Pigment-
bildung von der Manganzufuhr
bei Kürbis

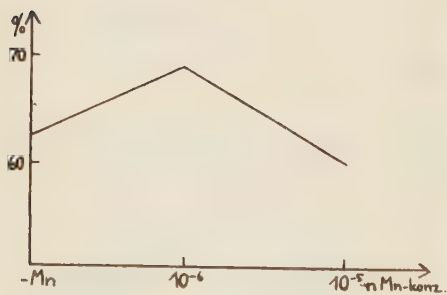
Chlorophyll a



Chlorophyll b



Xanthophyll



Carotin

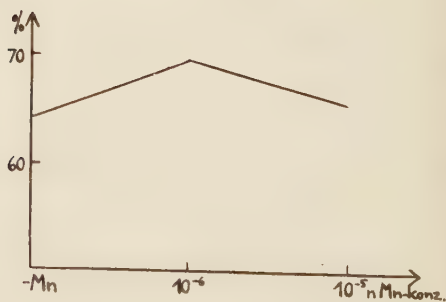


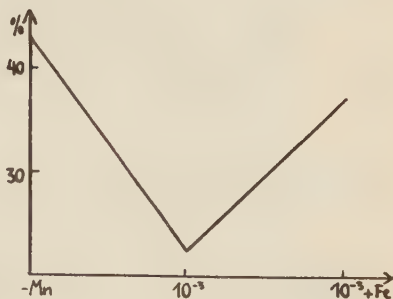
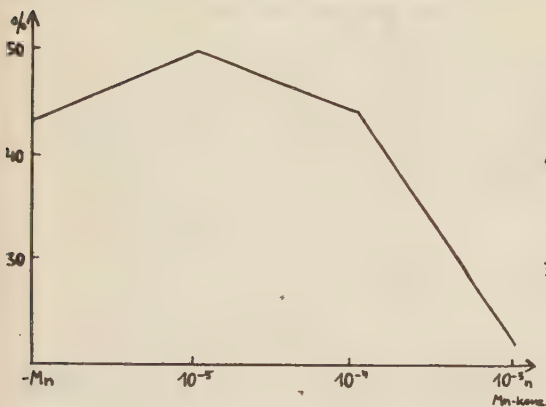
Abb. 12:

Abhängigkeit der Pigmentbildung
von der Manganzufuhr bei Sonnenblumen

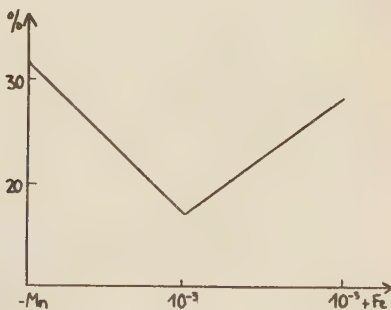
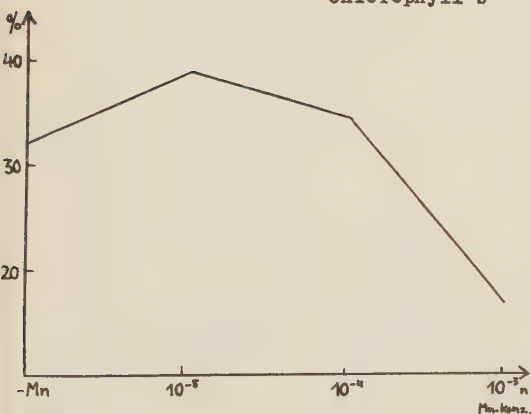
Chlorophyll a

a) verschieden hohe Mangangaben

b) 10^{-3} n Mn-konz. + Eisenbesprühung



Chlorophyll b

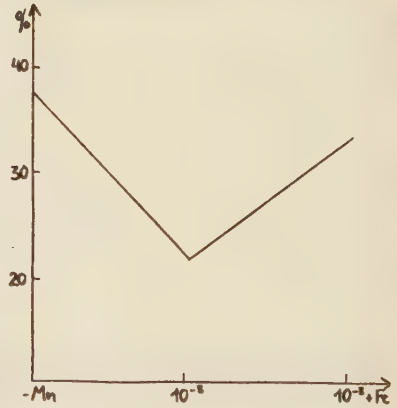
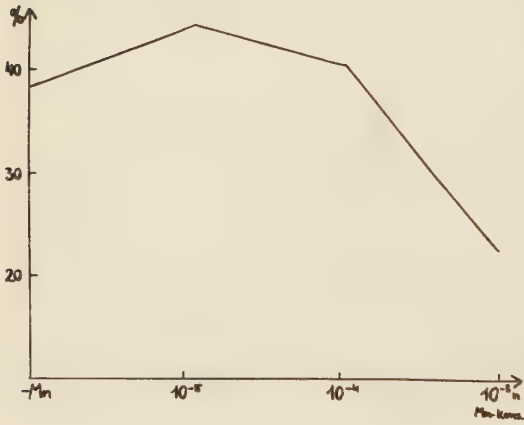


(Sonnenblumen)

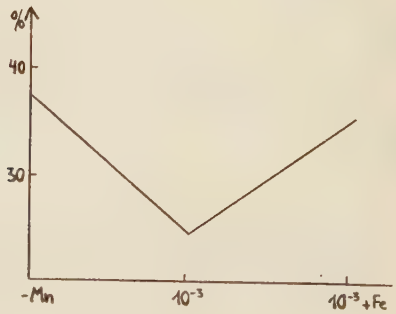
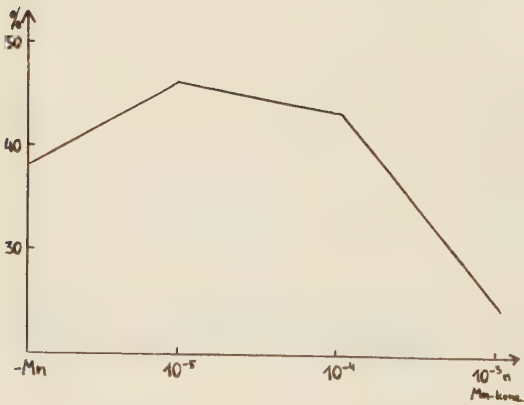
Xanthophyll

a) verschieden hohe Mn-Gaben

b) 10^{-3} n Mn-konz. + Eisenbesprühung



Carotin



delt werden können. (Literatur bei KRZYSCH, 1958); auch ein Transport durch die ganze Pflanze ist, ähnlich wie bei den aus dem Boden aufgenommenen Salzen, möglich. Dabei kommt es zu den stärksten Anhäufungen in den Geweben mit hoher Stoffwechselaktivität, wie jungen Blättern, Blüten, Früchten, Wurzelspitzen und dergleichen.

Für die Anwendung in der Praxis ist die Konzentration der Sprühlösung bei der Behandlung von großer Wichtigkeit, da zu hohe Konzentrationen leicht zu Blattverbrennungen führen können. Die einzelnen Kulturpflanzen verhalten sich dabei sehr unterschiedlich, so daß keine allgemeingültigen Angaben gemacht werden können.

Bei den hier durchgeführten Versuchen führte eine Besprühung mit 0.1%iger Eisencitratlösung zu "Verbrennungen" an den Blättern; die Konzentration einer 0.05%igen Lösung erwies sich jedoch als günstig und konnte die schädigende Wirkung des Manganüberschusses ausschalten.

Nach HILPOLTSTEINER (1953) ist im Ackerbau eine Spritzung mit Manganlösung einer Zufuhr durch den Boden vorzuziehen. Er konnte mit dieser Methode, die mit Hilfe einer Rückenspritze ausgeführt wurde, bei Kartoffeln und Runkelrüben gute Erfolge erzielen. Seiner Ansicht nach ist es trotz chemischer Bodenanalysen oft nicht möglich, im voraus die notwendige Menge und den günstigsten Zeitpunkt für eine Mangandüngung zu bestimmen. Durch die Methode der Blattdüngung konnten diese Faktoren weitgehend berücksichtigt werden, auch eine Auswaschung oder Festlegung des Salzes im Boden wird auf diese Weise vermieden. Die Manganbindung im Boden kann entweder physikalische Ursachen haben (Adsorption und Valenzwechsel mit veränderter Löslichkeit) oder biologische (Manganfixierung durch Mikroorganismen, BAUERNFEIND und POSCHENRIEDER, 1961).

IV. Abhängigkeit des Gehaltes an reduzierenden Zuckern von der Mangangabe und mögliche Ursachen der Zuckerstauung

Mc HARGUE (1926) stellte in seinen Untersuchungen fest, daß die Manganmangelpflanzen einen niedrigeren Zuckergehalt aufwiesen als Pflanzen, die Mangan erhielten. MILLER (1933) konnte diese Ergebnisse bestätigen. Analysen von Tomatenblättern ergaben, daß die mit Mangan behandelten Pflanzen oft einen um 100% höheren Zuckergehalt aufwiesen als Manganmangelpflanzen.

Diese erhöhte Bildung von Kohlehydraten kann nur im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Beeinflussung der Photosynthese verstanden werden.

Daß Manganmangel die Kohlensäureassimilation herabsetzt, konnte von PIRSON, TICHY und WILHELM (1952) an Chlorella bewiesen werden. Wurde zu den Suspensionen Mangan zugegeben, so war ein deutlicher Anstieg der Photosynthese zu beobachten. PIRSON und BERGMANN (1955) untersuchten autotroph, heterotroph und mixotroph gewachsene Chlorellakulturen und stellten fest, daß Manganmangel sich in allen Fällen, wo die Zellen von ihrem Photosyntheseapparat Gebrauch machen, auswirkt. Welche Rolle das Mangan bei der Photosynthese spielt, hat KESSLER (1957) an der Alge Ankiistrodesmus studiert. Er fand, daß die Funktion des Mangans im Photosynthesemechanismus bei der Sauerstoffentwicklung zu suchen ist, während die Photoreduktion (CO_2 -Reduktion mit H_2 ohne O_2 -Entwicklung) auch bei starkem Manganmangel praktisch unbeeinflusst bleibt. Nach KESSLER (1959) führt ein Mangel an diesem Element zu den gleichen Erscheinungen wie eine Vergiftung mit Hydroxylamin, Schwefelwasserstoff u.a. (Hemmung der Photosynthese, keine Verminderung der Photoreduktion). Da alle bisher bekannten Stoffe, die zur Hemmung dieses Teilvorganges der Photosynthese führen,

Schwermetalle zu binden vermögen, ist seiner Ansicht nach anzunehmen, daß die Wirkung dieser Gifte auf einer Blockierung des Mangans beruht. Die Beteiligung des Mangans ist in einem Reaktionsschritt zu suchen, der zur Sauerstoffentwicklung führt; es handelt sich dabei wahrscheinlich um die Bildung des "Photoperoxydes".

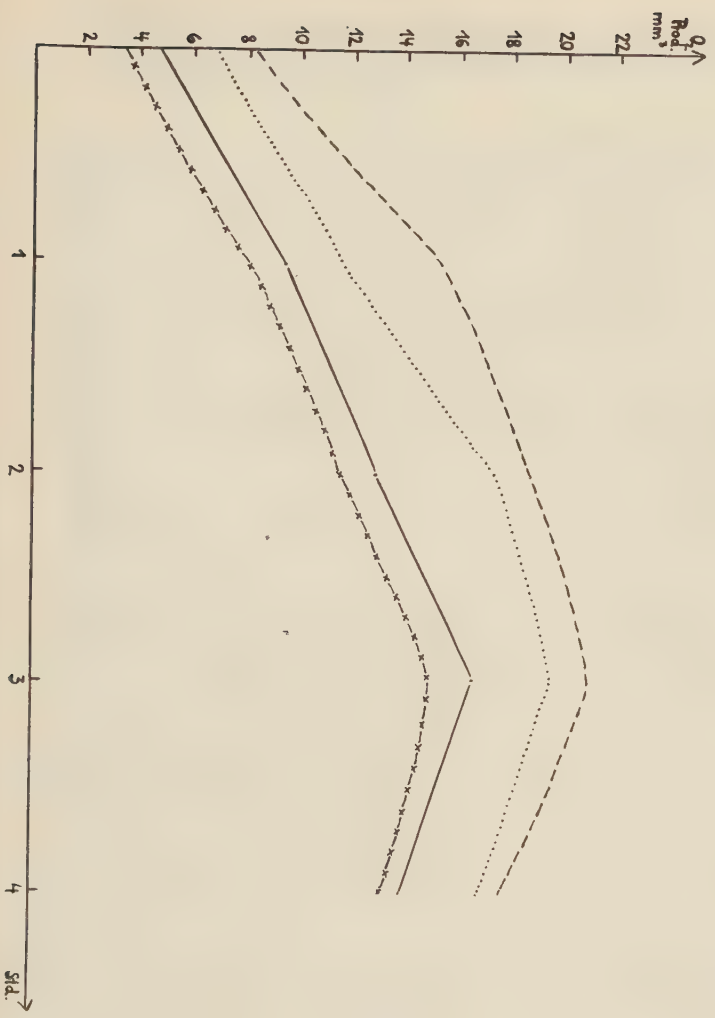
Aber nicht nur bei niederen Pflanzen, sondern auch bei höheren übt das Mangan einen Einfluß auf die Photosynthese aus, wie Versuche von BUKATSCH (1942) und GERRETSEN (1949) beweisen konnten. BUKATSCH untersuchte Gersten- und Weizenpflanzen und stellte fest, daß sie bei Manganzugabe eine höhere Assimilationsintensität aufwiesen. Er führte die Messungen in der Weise durch, daß er die zu untersuchenden Blätter in Assimilationskammern einbrachte, über die Preßluft von bekanntem CO_2 -Gehalt geleitet wurde. Der CO_2 -Gehalt wurde sodann nach Laugeadsorption konduktometrisch analysiert.

Bei den hier untersuchten Sonnenblumenpflanzen wurden Photosynthesemessungen im Warburg-Apparat durchgeführt. Als CO_2 -Quelle diente ein Karbonat-Bikarbonatpuffer mit einem pH -Wert von 8.2; berechnet wird die Menge des gebildeten O_2 , die einen Druckanstieg in dem System bewirkt, der an der Manometersäule abgelesen werden kann. Als Behälter wurden rechteckige Gefäße verwendet, die jeweils 6 ccm Pufferlösung enthielten. Damit die zu untersuchenden Blattausschnitte (3 cm lang, 8 mm breit) nicht in der Lösung eintauchten, lagen sie auf Drahtgestellen, sodaß nur die Oberseite gerade benetzt war. Es war notwendig, die Versuchsobjekte im Warburggerät zunächst eine Stunde lang dunkel zu halten, und dann mit einer Intensität von ca. 5000 Lux zu belichten (Versuchstemperatur 27°C). Wurde sofort belichtet, so war kein deutlicher Anstieg der Photosynthese zu verzeichnen, was auf das Induktionsphänomen und die ebenfalls zu berücksichtigenden Anpassungserscheinungen zurückzuführen ist.

Es zeigte sich, daß die Manganmangelpflanzen eine bedeutend geringere CO_2 -Assimilation aufwiesen als die mit der Optimumskonzentration von 10^{-5} n Lösung versorgten Pflanzen. Die bei 10^{-3} n Mangankonzentration gewachsenen Pflanzen zeigten eine etwas geringere, aber immerhin noch recht beträchtliche Intensität der Photosynthese. Bei dieser Versuchsreihe wurden Pflanzen, die 17 Tage bei dieser hohen Konzentration gewachsen waren, und solche, die 24 Tage in derselben Lösung gehalten wurden, analysiert. Dabei zeigte sich, daß bei den jüngeren Pflanzen die Unterschiede zwischen den Kontrollpflanzen und denen mit hoher Konzentration noch nicht so deutlich ausgeprägt waren wie bei den älteren. Doch ist in keinem Fall die CO_2 -Assimilation so stark gesunken, wie es nach der verminderten Chlorophyllproduktion zu erwarten gewesen wäre. Diese auffallende Tatsache zeigte sich in ähnlicher Weise auch bei Untersuchungen von WILSTÄTTER und STOLL (1918), die Photosynthesemessungen an gelbblättrigen Varietäten (Aurea-Formen) von *Sambucus nigra* und anderen Pflanzenarten durchführten. Sie konnten feststellen, daß diese chlorophyllarmen Blätter eine im Verhältnis zum Chlorophyllgehalt weit größere assimilatorische Leistung aufwiesen, was nach ihrer Ansicht darauf zurückzuführen ist, daß das enzymatische System in den gelben Blättern an Leistungsfähigkeit relativ wirkungsvoll ist. Natürlich ist ein Schluß von Aurea-Formen auf unsere Mn-bedingte Vergilbung nur bedingt möglich.

10^{-3} n Mangankonzentration und Besprühung mit einer 0.05%igen Eisencitratlösung ergab eine gute Photosyntheseleistung; sie war höher als die der Kontrolle, aber nicht so hoch wie die der Manganoptimumskonzentration entsprechende (s. Abb. 13 und 14).

Abb. 13: Photosynthesemessung in der Warburg-Apparatur an Sonnenblumen (17 Tage alt)



— — — — —

 · · ·
 x-x-x

10^{-5} n Mn-konz.
 10^{-5} n Mn-konz.
 10^{-3} n Mn-konz. + Fe

Abb. 14: Photosynthesemesung in der Warburg-Apparatur an Sonnenblumen (24 Tage alt)



Für die Analyse der reduzierenden Zucker wurde Hafer nach 8 bzw. 14 Tagen, Gurken, Kürbis und Sonnenblumen nach 14 Tagen bzw. 23-24 Tagen untersucht.

Bei den ersten Versuchen mit den sehr jungen Pflanzen konnten in keinem Falle nennenswerte Unterschiede festgestellt werden, der Gehalt an reduzierenden Zuckern war allgemein noch sehr gering.

Die Untersuchungen, die nach 25 Tagen durchgeführt wurden, zeigten beträchtliche Unterschiede. Die erhaltenen Ergebnisse beziehen sich jeweils auf 100 g Frischgewicht.

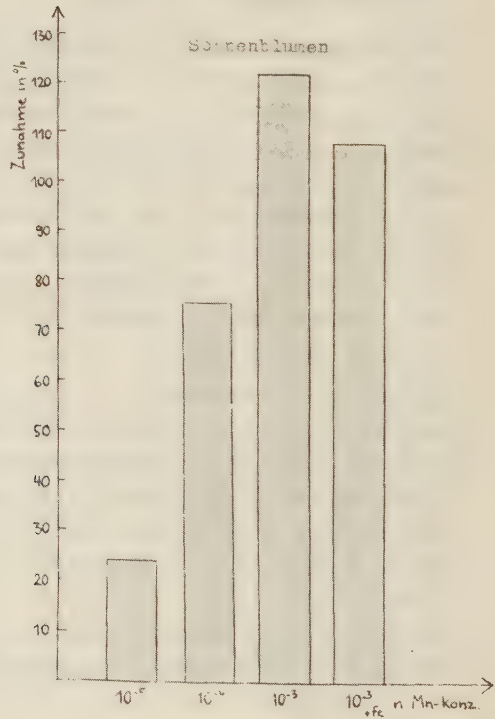
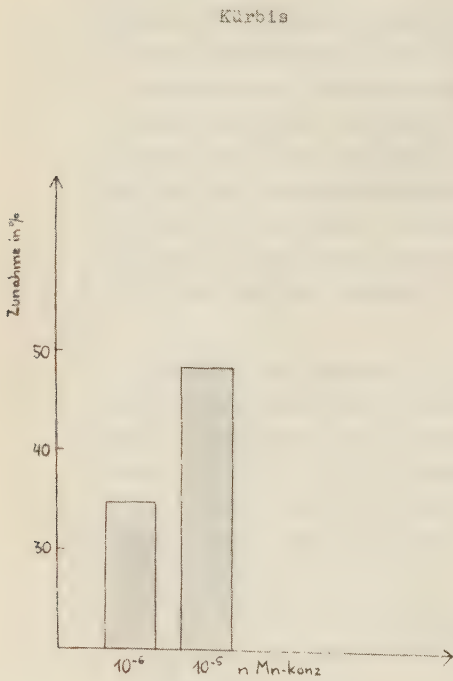
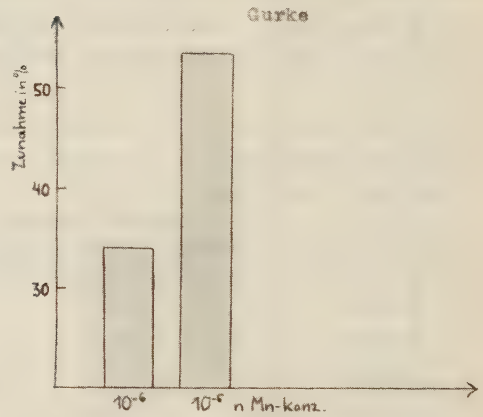
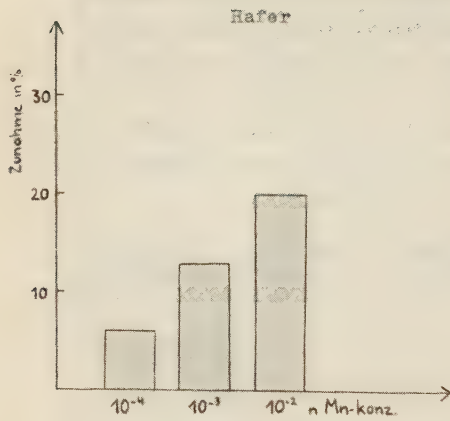
Pflanze	Reduz. Zucker	
	Zunahme in % gegenüber der Mn-freien Kontrolle	jeweilige Optimumskonzentration
Hafer	6.4	10^{-4} n Mn
Gurke	34.9	10^{-6} n Mn
Kürbis	35.3	10^{-6} n Mn
Sonnenblumen	23.7	10^{-5} n Mn

Beim Vergleich der in der obigen Tabelle aufgezeigten Werte (die übrigen Ergebnisse sind in Abb.15 dargestellt) ist zu erkennen, daß bei den einzelnen Pflanzen die prozentuale Zunahme des Zuckergehaltes verschieden ist. Sie ist beim Hafer am geringsten, nämlich nur 6.4%; bei der stark schädigenden Konzentration von 10^{-2} n Manganlösung war ein Anstieg um 20% zu beobachten. Hierbei dürfte es sich aber nicht um einen primären Effekt handeln, sondern der Grund ist mit in einer Störung des Stoffwechsels zu suchen, wie später noch erörtert werden soll.

Bei den Gurkenpflanzen, die in 10^{-6} n Manganlösung gezogen wurden, war der Zuckergehalt gegenüber den Kontrollpflanzen um 34.9% höher. Diese Pflanzen hatten auch eine größere Zunahme der Chlorophyllproduktion gezeigt als der Hafer, was eine bessere Photosynthese ermöglicht und damit auch eine höhere Zuckerbildung. Die 10^{-5} n Lösung bewirkte einen Anstieg um 54%.

Kürbisse wiesen bei 10^{-6} n Mangankonzentration eine Zunahme um 35.3%, bei 10^{-5} n Lösung von 45.9% auf.

Abb.15: Abhängigkeit des Gehaltes
an reduzierenden Zuckern von
der Manganzufuhr



Die Sonnenblumen zeigten in 10^{-5} n Lösung eine Steigerung des Zuckergehaltes gegenüber der Kontrolle um 23.7%. In 10^{-4} n Lösung waren es 75% und bei der toxisch wirkenden Konzentration von 10^{-3} n 121%. Wurden die Pflanzen mit Eisen besprüht, so sank der Zuckergehalt etwas ab, war aber immer noch bedeutend höher als bei der Kontrolle und den übrigen Konzentrationen.

Die auffallende Tatsache, daß bei den geschädigten Pflanzen der Zuckergehalt am größten war, soll hier noch einer näheren Betrachtung unterzogen werden. Nach ERKAMA (1944) "verursacht der von Mangan in der Pflanze hervorgerufene Eisenmangel einen Rückgang in den durch die Eisensysteme katalysierten Oxydationen. Daraus folgt eine Anhäufung der Kohlehydrate, was durch die unmittelbare Wirkung des Mangans auf die Photosynthese noch gefördert wird."

Um einen weiteren Anhaltspunkt zu gewinnen, wurden im Warburgapparat Atmungsmessungen durchgeführt. Ausgestanzte Gewebestückchen von Sonnenblumenblättern mit einem Durchmesser von 2 cm kamen in 1%ige Glukoselösung mit einem Phosphatpuffergemisch von p_H 6.9. Nachdem sie 2 Stunden in dieser Lösung belassen wurden, um einen eventuellen Atmungsanstieg durch Wundreiz abklingen zu lassen, begannen die Messungen. Der Verlauf der Kurve läßt deutlich ein Absinken der Atmung in den durch hohe Mangangaben geschädigten Pflanzen erkennen, während bei denen, die mit 0.05%iger Eisencitratlösung besprüht wurden, die schädigende Wirkung einer Überdosierung von Mangan (10^{-3} n) aufgehoben wird. Vergleicht man Pflanzen, die beide in 10^{-3} n Lösung gewachsen waren, von denen aber eine Reihe zusätzlich Eisen erhielt, so sieht man bei diesen einen schwachen Abfall des Zuckergehaltes. Durch die hohe Mangangabe in Verbindung mit dem Eisen wird also ein hoher Zuckergehalt erreicht, ohne daß eine Störung des Stoffwechsels auftritt und somit die Atmung normal verlaufen kann. (s. Abb. 16)

Bei den Kontrollpflanzen ohne Mangan und denen, die bei 10^{-5} n Konzentrationen gezogen wurden, traten keine besonderen

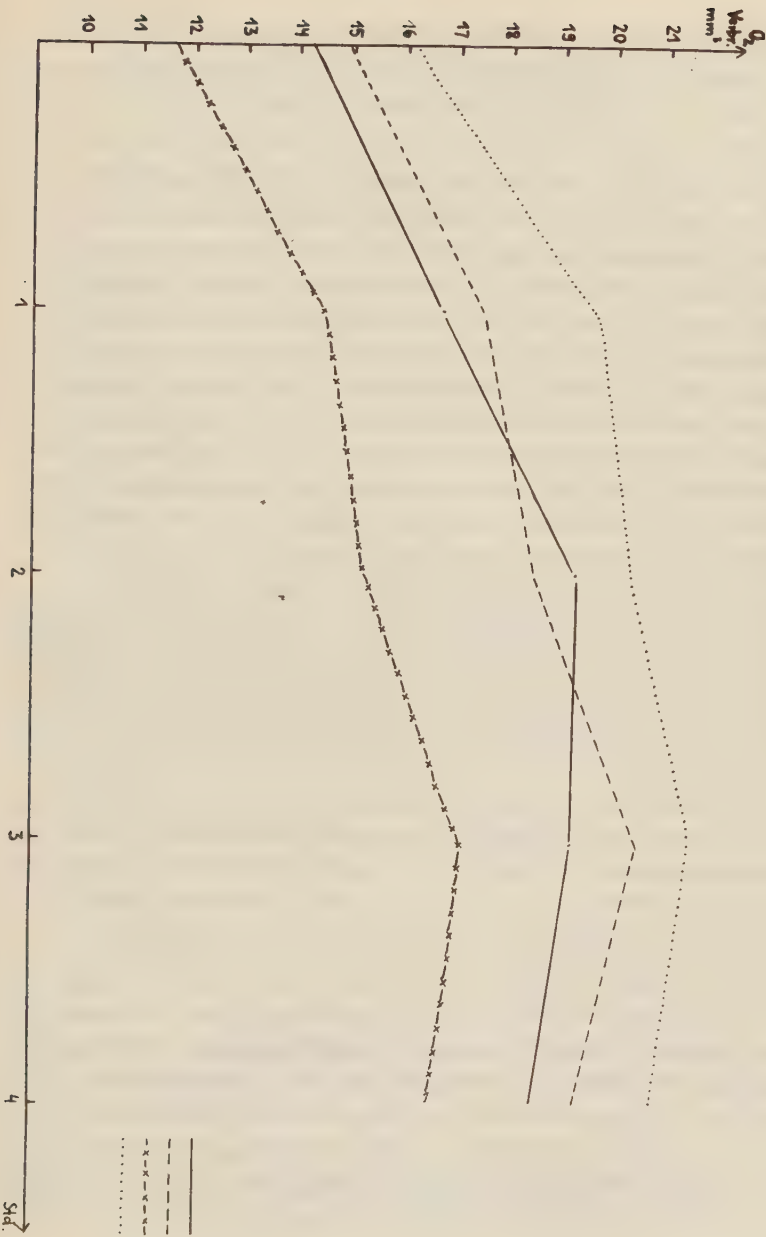
Unterschiede auf. Die 10^{-5} Kurve verläuft teilweise etwas unterhalb der Kontrolle, überschneidet sie dann aber, und liegt gegen Ende der Versuchszeit etwas höher. Die Gesamtsumme des gebildeten Atmungs- CO_2 ist aber ungefähr gleich (s. Abb. 16).

SOMERS, GILBERT und SHIVE (1942) kamen bei Atmungsmessungen an Wurzeln von Sojabohnen zu einem vergleichbaren Ergebnis. Sie fanden, daß bei einem gestörten Eisen-Manganverhältnis (Eisenmangel durch Manganüberschuß) die Kohlendioxydproduktion bei der Atmung herabgesetzt ist.

GLENISTER (1945) führte an Sonnenblumenpflanzen, die in Nährlösung ohne und mit Eisen gewachsen waren, Atmungsmessungen durch. Es zeigte sich, daß die jüngeren, durch Eisenmangel chlorotisch gewordenen Blätter, die in gesundem Zustand mehr atmen als die älteren, in diesem Falle nur genau soviel oder sogar weniger atmeten. An Hand von Eisenanalysen konnte festgestellt werden, daß diese jungen Blätter auch am wenigsten Eisen enthielten.

Da Eisen einen Teil der prosthetischen Gruppe der in den Pflanzen vorhandenen Atmungsfermenten vom Hämintyp: Cytochrom und Cytochromoxydase (und auch Katalase und Peroxydase usw.) darstellt, lag es nahe, in einer Beeinflussung der Fermente durch Manganüberschuß bzw. Eisenmangel den Grund für das Absinken der Atmungsrate zu suchen. GLENISTER ist der Ansicht, daß die beobachtete Depression der Atmung darauf zurückzuführen ist, daß ein Manganüberschuß den zyklischen Valenzwechsel der eisenhaltigen Enzyme verhindert. WEINSTEIN und ROBBINS (1955) fanden bei ihren Bestimmungen der Katalase- und Cytochromoxydaseaktivität bei verschiedenen Eisen- und Mangankonzentrationen, daß bei einem hohen Mangangehalt in den Blattgeweben von Sonnenblumen eine auffallend niedrigere Aktivität dieser Fermente festzustellen war. Diese Ergebnisse konnten die Experimente von BROWN und HENDRICKS (1952) bestätigen, die bei Eisenmangel von Lupinen, Tabak und anderen Pflanzen eine verminderte Katalaseaktivität festgestellt hatten.

Abb. 16: Atmungs-messung in der Warburg-Apparatur an Sonnenblumen (24 Tage alt)



10^{-5} n Mn-konz.
 10^{-3} n Mn-konz.
 10^{-3} n Mn-konz. + Fe

D. Diskussion

In den vorliegenden Versuchen konnte erneut die positive Wirkung des Mangans auf die Chlorophyllbildung bestätigt werden. Bei einer optimalen Gabe ließ sich bei allen Pflanzen eine Steigerung des Chlorophylls a und b, sowie auch des Carotins und Xanthophylls feststellen, jedoch war die Optimumskonzentration bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Wie hoch die Steigerung gegenüber völlig Mn-frei gezogenen Pflanzen wäre, läßt sich nicht ermitteln, da unsere Pflanzen über beachtliche Samenreserven verfügen, wie unsere Aschenanalysen zeigen (vgl. S. 10). Hohe Mangangaben führten in allen Fällen zu schweren Schädigungen, doch waren auch hier die Konzentrationen, die einen toxischen Effekt hervorriefen, sehr unterschiedlich, was auf die verschiedene Empfindlichkeit der Pflanzen zurückzuführen ist. So erwies sich bei Gurken und Kürbissen schon eine 10^{-4} n Mangankonzentration als schädlich, bei den Sonnenblumen trat erst bei einer 10^{-3} n Lösung eine stark toxische Wirkung auf, während es beim Hafer erst bei 10^{-2} n Konzentration zu schweren Störungen im Wachstum und der Chlorophyllbildung kam.

Die Frage, warum die Pflanzen hohen Mangankonzentrationen gegenüber so empfindlich sind, ist in der Literatur schon oft erörtert worden. Es sollen hier noch einmal die z.T. sich widersprechenden Ansichten kurz dargelegt und dazu Stellung genommen werden.

RIPPEL (1923) analysierte durch Mangan-Überschuß chlorotische und gesunde Haferpflanzen und konnte zeigen, daß beide den gleichen Eisengehalt aufwiesen und eine verstärkte Eisenzufuhr die Chlorose heilte. Nach seiner Ansicht ist deshalb die schädliche Wirkung einer übermäßigen Manganzufuhr auf eine Hemmung der Eisenwirkung, und nicht auf eine verminderte Eisenaufnahme zurückzuführen.

Demgegenüber stehen die Ergebnisse von JOHNSON (1924), der die giftige Wirkung von Manganverbindungen bei Ananas auf einen Rückgang in der Eisenaufnahme zurückführt. Auch hier konnte ein Besprühen mit Eisensulfatlösung das Gelbwerden der Blätter verhindern.

Bei der vorliegenden Arbeit wurden in Vorversuchen Eisenanalysen an Blättern von Sonnenblumen mit der empfindlichen Rhodanidmethode durchgeführt. Bei allen Proben kam es zu einer gleichstarken Rotfärbung, hervorgerufen durch die Bildung des Eisenrhodanidkomplexes. Falls die Eisenaufnahme verhindert worden wäre, wäre sicherlich bei den Pflanzen, die bei sehr starker Konzentration von $10^{-3}n$ Manganlösung gewachsen waren, keine so kräftige Eisenreaktion mehr aufgetreten, da die Menge des überall in gleicher Höhe zugefügten Eisens ja an sich äußerst gering ist.

Nach diesen Befunden ist also die Ansicht RIPPELS bestätigt, daß eine überhöhte Mangangabe in erster Linie die Eisenwirkung und nicht die Eisenaufnahme beeinträchtigt. Sowohl bei den Versuchen RIPPELS als auch bei den hier besprochenen wurden die Pflanzen in Wasserkultur gezogen, während JOHNSON seine Studien an Ananaspflanzen auf stark manganhaltigen Böden durchführte. Die Vorgänge im Boden sind jedoch so komplex, daß unter diesen Bedingungen sicher auch noch andere Faktoren mitspielen, so daß sich die widersprechenden Ergebnisse nicht ohne weiteres miteinander vergleichen lassen.

Es ist nun eine Reihe von Theorien aufgestellt worden, wie die gegenseitige Beeinflussung der beiden Elemente Mangan und Eisen zu verstehen sei. Diese Theorien sind in der letzten Zeit einer heftigen Kritik unterzogen worden. Es erscheint deshalb notwendig, die bei Sonnenblumen erhaltenen Ergebnisse auch im Hinblick auf dieses Problem hin zu betrachten.

Nach den Untersuchungen von SOMERS und SHIVE (1942) ist ein

optimales Verhältnis von Eisen und Mangan von besonderer Wichtigkeit, da nach ihrer Ansicht die Oxydationsstufe des Eisens in der Zelle durch Mangan beeinflusst wird, da sein höheres Oxydationspotential eine irreversible Oxydation des reduzierten Eisens bewirkt. Manganmangel äußert sich demnach in einer Anreicherung von Fe^{++} in der Zelle, was wegen dessen großer Reaktionsfähigkeit zu einer Eisenvergiftung führen kann, während ein Manganüberschuß eine Anhäufung von Fe^{+++} zur Folge hat, das als unlöslicher, organischer Eisenphosphatkomplex festgelegt und inaktiviert werden soll und deshalb im Stoffwechsel der Pflanze nicht mehr zur Verfügung steht. Diese Annahme stimmt mit der Beobachtung überein, daß die Symptome von Mangangiftigkeit und Eisenmangel vielfach weitgehend identisch sind. Interessant ist dabei auch die Feststellung, daß nicht die Gesamtkonzentration von Eisen und Mangan für die Giftigkeit des betreffenden Elementes ausschlaggebend ist, sondern daß es lediglich auf ein entsprechendes Gleichgewicht ankommt. So konnten z.B. sowohl bei einer Gabe von 0.002 ppm Mn und 0.005 ppm Fe, als auch bei 0.25 ppm Mn und 0.5 ppm Fe gute Erträge erzielt werden, was einer hundertfachen Konzentrationsdifferenz entspricht!

HOPKINS (1930) kommt bei Versuchen mit Chlorella ebenfalls zu der Ansicht, daß hohe Mangangaben zu einer Anhäufung von Fe^{+++} führen und eine Reduktion durch den Organismus verhindert wird.

Auch CHAPMAN (1931) nimmt eine Überführung des Eisens durch Mangan in eine unlösliche Fe^{+++} Form an.

Da das Eisen im Atmungsstoffwechsel normal einem Valenzwechsel unterliegt, glaubt GLENISTER (1944) nicht an eine Entfernung des Eisens aus dem aktiven Fe^{++} Zustand, sondern er nimmt an, daß ein Manganüberschuß den zyklischen Valenzwechsel der eisenhaltigen Enzyme verhindert.

Diesen Befunden stehen negative Ergebnisse von TWYMAN (1946), HEWITT (1948) und BURGHARDT (1956) entgegen.

TWYMAN behauptet, daß das Auftreten von Manganüberschuß-chlorosen durch Eisenmangel und Mangantoxizität bedingt ist, obwohl auch nach seiner Ansicht "mild forms of manganese toxicity are identical with iron deficiency".

HEWITT (1948) hat das Auftreten von Eisen- und Manganmangel bei Hafer und Zuckerrüben in voneinander unabhängigen Fällen beobachtet und schloß daraus, daß die beiden Elemente voneinander verschiedene Funktionen im Stoffwechsel ausüben. Seiner Meinung nach lassen sich toxische Symptome von Manganüberschuß deutlich von jenen des Eisenmangels unterscheiden, deshalb lehnt er eine Erklärung mit der Wirkung der Oxydations-Reduktionspotentiale einzelner Ionen als unbefriedigend ab und nimmt an, daß es sich dabei um komplexere Vorgänge handelt.

BURGHARDT (1956) weist die Erklärung von SOMERS und SHIVE (1949), daß Manganüberschuß und Eisenmangel einander gleichzusetzen seien, auf Grund seiner eigenen Versuche zurück. Auch das Verhältnis einer bestimmten Eisen- und Manganmenge, wie es von SOMERS und SHIVE gefordert wird, scheint seiner Ansicht aus zweierlei Gründen nicht von entscheidender Bedeutung zu sein. Erstens schwanken die Verhältnisse bei den wildwachsenden Pflanzen sehr stark, wobei in keinem Falle ein konstantes Eisen-Manganverhältnis festgestellt werden konnte, und zweitens brachte bei seinen Versuchen, die im Normalfall mit einem Verhältnis Eisen/Mangan = 10/1 durchgeführt wurden, auch eine Verschiebung des Gleichgewichtes um das 150fache ($\text{Fe/Mn} = 1/15$) keine Schädigung.

In seiner Arbeit weist BURGHARDT darauf hin, daß die beobachteten Chloroseerscheinungen bisher meist nur im Hinblick auf eine Beschreibung des Habitus und einer Untersuchung des Mineralstoffgehaltes beurteilt worden sind, daß aber nur wenig Angaben über Messungen der Photosynthese- und Atmungsintensität sowie der Blattpigmentgehalte beim Auftreten dieser Krankheitssymptome vorliegen. Er führte deshalb an Spinat-

pflanzen, die in einer Nährlösung mit verschiedener Eisen- und Mangankonzentration gewachsen waren, Untersuchungen durch. Dabei stellte er fest, daß ein Manganüberschuß (370 mg Mn/l) die CO_2 -Assimilation und die Pigmente nachteilig beeinflusste, während bei der Atmung keine eindeutige Wirkung festgestellt werden konnte. Wurde zu den Manganüberschußpflanzen Eisen zugegeben, so ließ sich keine Erholung beobachten, sondern es kamen noch die Auswirkungen des Eisenüberschusses (Steigerung der Atmung) hinzu.

Diese Befunde stehen im Widerspruch zu den in der vorliegenden Arbeit an Sonnenblumen durchgeführten Untersuchungen. Hier bewirkte eine zusätzliche Eisengabe zu mangangeschädigten Pflanzen (die in 10^{-3} n Manganlösung gewachsen waren) eine eindeutige Erholung, sowohl in Bezug auf die Photosynthese als auch in Bezug auf die Blattpigmentgehalte.

Die erhaltenen Ergebnisse können aber nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden, weil es sich erstens um zwei verschiedene Pflanzenarten mit unterschiedlicher Empfindlichkeit für Mangan handelt, und zweitens das zugefügte Eisen bei den Versuchen BURGHARDTS als Eisen-Kaliumsalz der Äthylendiamintetraessigsäure (EDTA), also als Chelat (als innerer Komplex) vorlag, während hier Eisencitrat, über das Blatt zugefügt, zur Verwendung kam. Die Eisenzugabe erfolgte in unserem Fall durch Besprühen der Blätter, weil auf diese Weise eine schnellere Wirkung erzielt werden konnte. Zum Vergleich wurde aber auch bei mehreren Versuchen das Eisen der Nährlösung zugesetzt, und auch hier trat derselbe Effekt der Erholung auf, sodaß die verschiedene Art der Eisenzugabe keinen Einfluß auf das Ergebnis ausüben dürfte.

Daß die Pflanzen schon in ihrem Verhalten sehr unterschiedlich reagieren, ist aus einer Abbildung aus der Arbeit BURGHARDTS zu ersehen. Die Blätter der Manganüberschußpflanzen waren gegenüber der Kontrolle nur etwa $\frac{1}{4}$ so groß, während bei den hier behandelten Sonnenblumen die Unterschiede

wesentlich geringer waren, wie sich aus der Ausmessung der mittleren Blattflächen (Kontrolle: 2.7 cm^2 ; 10^{-3} n Konz: 2.4 cm^2) ergab.

Die Tatsache, daß eine Eisenzugabe bei den chlorotischen Manganüberschußpflanzen einen erneuten Anstieg der Blattpigmente zur Folge hatte, findet eine Unterstützung und mögliche Erklärung durch die Untersuchungen von SIDERIS und YOUNG (1949), die Ananaspflanzen bei verschiedenen Eisen- und Mangankonzentrationen wachsen ließen. Eine Lösung, die $0.05 \gamma \text{ Fe}$ und $50 \gamma \text{ Mn/l}$ enthielt, bewirkte bei den Pflanzen eine starke Chlorose, hervorgerufen durch die hohe Mangankonzentration bei geringer Eisenzufuhr, was von ihnen folgendermaßen gedeutet wird: "Manganese is presumably substituted for iron in protoporphyrin 9, the chlorophyll precursor, thereby inactivating the latter for subsequent conversion to chlorophyll."

Wenn also das überschüssige Mangan bei Eisenmangel die Umwandlung des Porphyrinkörpers verhindert, so liegt die Erklärung nahe, daß bei Zugabe einer genügenden Menge von Eisen das Mangan wieder ausgetauscht werden und der Prozeß normal verlaufen kann, wodurch wieder ein Ergrünen der Pflanze möglich ist. Die an Hand von unseren Analysen nachgewiesene Pigmentzunahme läßt diese Annahme möglich erscheinen.^{x)}

Wie die Wirkung des Mangans in optimaler Konzentration, bei der eine Zunahme der Chlorophyllbildung zu beobachten ist,

^{x)} In einer neuesten Veröffentlichung in Plant Physiology (Bd. 1B) von STEWARD (1960) gibt GAFFRON eine Zusammenstellung darüber, welche Vorgänge bei Manganmangel in Grünalgen gehemmt sind, und welche davon unbeeinflusst bleiben. So zeigen Photo-reduktion, "Oxyhydrogen"-Reaktion, Dunkelaufnahme von Glucose, Blattgrünbildung und Katalaseaktivität keine Anzeichen einer Hemmung, während die Photosynthese, Hill-Reaktion, die Hell-aufnahme von Glucose, H_2 -Bildung im Licht, innere Atmung und Nitratreduktion bei Manganmangel gehemmt werden. Wenn auch die Algen nicht unmittelbar mit höheren Pflanzen zu vergleichen sind, dürfte im prinzipiellen Photosyntheseverlauf kein wesentlicher Unterschied bestehen, da man ja die Ergebnisse an Chlorella auch als kennzeichnend für Sproßpflanzen annimmt.

zu verstehen ist, darüber ist nichts bekannt. Daß aber das Mangan, vermutlich katalytisch, einen eindeutig stimulierenden Effekt ausübt, ist sicher; auch konnte von WARBURG Mangan als Bestandteil der Plastidensubstanz nachgewiesen werden.

Für die gelben Pigmente, die bei Manganüberschuß ebenfalls geschädigt waren und durch Eisenzugabe wieder anstiegen, läßt sich mit der Theorie von SIDERIS und YOUNG keine Erklärung finden. Es ist auch in der Literatur nichts darüber zu finden, in welcher Weise das Mangan auf die Synthese der gelben Pigmente einwirkt, die bei Manganmangel herabgesetzt ist und bei einer optimalen Zugabe von Mangan ansteigt. Wahrscheinlich handelt es sich auch hierbei um eine katalytische Funktion, aber wie bei allen diesen Vorgängen ruft eine zu große Dosierung Hemmungen hervor. Da bei einer Eisenzugabe die gelben Pigmente wieder ansteigen, ist es möglich, daß auch hier ein Austausch bzw. eine blockierende Wechselwirkung zwischen Eisen und Mangan innerhalb eines Enzyms stattfindet.

E. Zusammenfassung

1. Samen von Hafer, Gurke, Kürbis und Sonnenblumen wurden auf ihren Mangangehalt geprüft.
2. Bei Zugabe von verschiedenen Mangankonzentrationen zu der Nährlösung ergab sich eine unterschiedliche Empfindlichkeit der untersuchten Pflanzen. Hafer konnte die höchsten Mangangaben ertragen, das Optimum lag bei einer Konzentration von $10^{-4}n$, starke Schädigung trat erst bei $10^{-2}n$ Lösung ein. Bei Gurken und Kürbissen lag das Optimum bei $10^{-6}n$; ein stark toxischer Effekt trat schon bei einer Konzentration von $10^{-4}n$ auf. Die Sonnenblumen hatten ihr Optimum bei $10^{-5}n$ Mangankonzentration; stark schädigender Einfluß zeigte sich bei $10^{-3}n$.

3. Die Chlorophyllbildung läßt eine deutliche Abhängigkeit von der Manganzufuhr erkennen. Bei optimaler Konzentration kam es bei allen Pflanzen zu einer Zunahme von Chlorophyll a und b und auch der gelben Pigmente Carotin und Xanthophyll. Eine hohe Konzentration führte in allen Fällen zu einer Abnahme der Pigmentgehalte.
4. Sonnenblumen, die bei der hohen Mangankonzentration von 10^{-3} n gewachsen waren, aber mit 0.05%iger Eisencitratlösung besprüht wurden, entwickelten eine gesunde Farbe. Bei der Analyse ergab sich, daß sowohl grüne wie gelbe Pigmente normal aufgebaut wurden; der schädigende Einfluß von überhöhter Manganzugabe konnte durch das Eisen also ausgeglichen werden.
5. An Sonnenblumenpflanzen wurden Assimilationsmessungen durchgeführt. Eine optimale Mangangabe hatte einen Anstieg der Photosynthese zur Folge, geschädigte Pflanzen wiesen eine etwas niederere Assimilationsintensität auf als die Kontrollpflanzen, aber nicht in so starkem Maße, wie es nach der verminderten Chlorophyllproduktion zu erwarten gewesen wäre.
6. Wurden die geschädigten Pflanzen mit Eisen besprüht, war ein Anstieg der Photosyntheseleistung zu beobachten.
7. Eine Bestimmung der Gehalte an reduzierenden Zuckern ergab bei Manganzugabe bei allen Pflanzen eine Steigerung, jedoch in unterschiedlicher Höhe. Die mangangeschädigten Pflanzen wiesen die relativ höchsten Zuckergehalte auf.
8. Um eine mögliche Erklärung für den starken Anstieg an Zuckern zu erhalten, wurden Atmungsmessungen an Sonnenblumen durchgeführt. Die Pflanzen, die bei hohen Mangangaben gewachsen waren, zeigten eine deutliche Hemmung der Atmung. Daraus läßt sich in Verbindung der kaum hemmenden Wirkung auf die Photosynthese der hohe Zuckergehalt deuten.
9. Die Sonnenblumenpflanzen, bei denen die Wirkung der hohen

Mangangabe durch Eisenbesprühung ausgeglichen wurde, wiesen eine gesteigerte Atmung auf.

10. Da bei hoher Mangangabe der Eisengehalt an sich nicht vermindert erscheint, die Atmung aber doch deutlich beeinträchtigt ist, ergibt sich aus unseren Befunden eine weitere Stütze der Annahme, daß ein Übermaß an Mangan das Fermenteisen der atmungswichtigen Häminsysteme am Wertigkeitswechsel hindert.

Literaturverzeichnis

- AHMED M.B. and
E. S. TWYMAN The relative toxicity of Manganese and
Cobalt to the Tomato plant. Journ. Exper.
Bot. 4, 164-172, 1953
- BAUERNFEIND A. und
F. BUKATSCH Über das Verhalten von Bazillus subtilis
in Medien verschiedener Mangankonzentra-
tionen. Zentralbl. f. Bakt. Parasitenkde,
Infektionskrankh. u. Hygiene, II. Abt., 113,
657-665, 1960
- BAUERNFEIND A. und
H. POSCHENRIEDER Untersuchungen in vitro über die Mangan-
aufnahme durch Bodenbakterien. Mitteilungen
f. Landkultur, München, 1961 (im Druck)
- BAUMEISTER W. Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Fischer
Verlag, Jena, 1952
- BELOSERSKI A. N. und
N. I. PROSKURJAKOW Praktikum der Biochemie der Pflanzen.
Berlin 1956
- BERTRAND G. et
M. JAVILLIER Influence du manganèse sur le développement
de l'*Aspergillus niger*. C. r. Acad. Sci. Paris
152, 225, 1911
- BERTRAND G. et
L. SILBERSTEIN Relation entre les espèces végétales et
leur teneur en manganèse. C. r. Acad. Agric.
France 44, 184-187, 1958
- BERTRAND G. et
L. SILBERSTEIN Sur la teneur de graines en manganèse. C. r.
d. Acad. Sci. 237, 481-482, 1953
- BRENCHLEY W. E. Inorganic Plant Poisons and Stimulants.
Cambridge University Press, pp. 110, 1914
ref. bei Willis, S. 304, 1939
- BROWN J. C. and
S. B. HENDRICKS Enzymatic activities as indications of
copper and iron deficiency in plants. Plant
Phys. 27, 651-660, 1952
- BUKATSCH F. Über den Einfluß verschiedener mineralischer
Ernährung auf den Blattpigmentgehalt und
die Photosynthese junger Getreidepflanzen (I)
Jahrb. wiss. Bot. 90, 293-334, 1942
- BURGER O. J. and
S. H. HAUGE Relation of Manganese to the carotene and
vitamin contents of growing crop plants.
Soil Sci. 72, 303-314, 1951

- BURGHARDT H. Beiträge zum Eisen-Manganantagonismus
der Pflanzen. Flora 143, 1-30, 1956
- BURSTRÖM H. Mineralstoffwechsel. Fortschr.d.Bot.13,
250-268, 1951
- BUSSLER W. Manganmangelsymptome bei höheren Pflanzen.
Z.Pflanzenern.Düngg.Bdk.81, 256-265, 1958
- BUSSLER W. Manganvergiftung bei höheren Pflanzen.
Z.Pflanzenern.Düngg.Bdk.81, 225-241, 1958
- CHAPMAN G.W. The Relation of Iron and Manganese to
Chlorosis in Plants. New Phytologist 30,
266-83, 1931
- ERKAMA J. Über die Rolle von Kupfer und Mangan im
Leben der höheren Pflanzen. Ann.Acad.sci.
Fenn.Ser.AII, Chem.25, Nr.1-105, 1947
- FRIEDRICHSEN I. Über die Funktionen des Mangans im Stoff-
wechsel der höheren Pflanzen. Planta 34,
67-87, 1944
- GERRETSEN F.C. Manganese in relation to photosynthesis.I.
Carbon dioxide assimilation and the
typical symptoms of manganese deficiency
in oats. Plant and Soil 1, 346, 1949
- GLENISTER P. Effects of Iron deficiency on respiration
of sunflower plants. Bot.Gaz. 106, 33-40,
1945
- GOODWIN T.W. The comparative Biochemistry of the Caroten-
oids. Chapman, London, 1952
- GÜTTLER R. Über den Gehalt wildwachsender Pflanzen
an Kalium, Phosphor, Eisen und Mangan.
Forschungsdienst 11, 485, 1941
- HAGER A. Zur Chromatographie der lipoidlöslichen
Blattfarbstoffe. Planta 48, 592-622, 1957
- HEWITT E.J. Relation of manganese and some other metals
to the iron status of plants. Nature 161,
489-490, 1948
- HILPOLTSTEINER L. Düngung durch das Blatt. Landw.Wochenbl.46,
1428-29, 1953
- HOPKINS.E.F. The necessity and function of manganese
in the growth of Chlorella.Science 72,
609-610, 1930

- JOHNSON M.O. Manganese chlorosis of Pineapples. Its cause and control. Hawaii Sta.Bull. 52, 38, 1924
ref.bei Willis, S.318 (s.d.)
- JONES L.H.P. The relative content of manganese in plants. Plant and Soil 8, 328-336, 1957
- KELLEY W.P. The function of manganese in plants. Bot. Gaz.57, 213-227, 1914
- KESSLER E. Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Hydrogenase enthaltenden Grünalgen. I. Über die Rolle des Mangans bei Photoreduktion und Photosynthese. Planta 49, 435-454, 1957
- KESSLER E. Die photosynthetische Sauerstoffentwicklung. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd.5/I, 923-934, 1959
- KRZYSCH G. Blattdüngung mit Mineralsalzen. Z.Pflanzen-ern. Düngg.Bodenkunde 80, 42-55, 1958
- LÖHNIS M.P. Manganese Toxicity in field and garden crops. Plant and Soil 3, 193-222, 1951
- LUNDEGÅRDH H. Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Jena 1932.
- Mc HARGUE J.S. The role of Manganese in plants. Journ.Amer. Chem.Soc. 44b, 1592-1598, 1922
- Mc HARGUE J.S. Effect of different concentrations of $MnSO_4$ on the growth of plants in acid and neutral soils and the necessity of Manganese as a plant nutrient.Journ.Agric.Res.24, 781-794, 1923
- Mc HARGUE J.S. Iron and Manganese content of certain species of seeds. Journ. Agric. Res.27, 395-399, 1923
- Mc.HARGUE J.S. Manganese and plant growth. Ind.Eng.Chem.18, 172-175, 1926
- Mc LEAN F.T.and B.E.GILBERT Manganese as a cure for a chlorosis of spinach. Science, 61, 636-637, 1925
- MILLER L.P. Effect of Manganese deficiency on the growth and sugar content of plants. Amer.Journ.Bot. 20, 621-631, 1933
- OLSEN C. The absorption of Manganese by plants. Compt.rend.d.trav.d.Laborat.Carlsberg 20, Nr.2, 1-34, 1934

- PIRSCHLE K. Die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen (2.Teil) *Ergeb.d.Biol.* 17, 255-419, 1939
- PIRSON A. und L.BERGMAN Manganese Requirement and Carbon Source in *Chlorella*. *Nature* 176, 209-210, 1955
- PIRSON A., C.TICHY and G.WILHELMI Stoffwechsel und Mineralsalzernährung einzelliger Grünalgen. *Planta* 40, 199-253, 1952
- RADEMACHER B. Mangan und Manganmangel in Böden und Pflanzen. *Die Phosphorsäure* 12, 193-208, 1952
- RHEINHOLD J. und E.HAUSRATH Chrom und Mangan als wichtige Spurenelemente für die Gurke. *Die Phosphorsäure* 10, 111-115, 1941
- RIPPEL A. Über die durch Mangan verursachte Eisenchlorose bei grünen Pflanzen. *Biochem.Z.* 140, 315-323, 1923
- SAMUEL G. and C.S.PIPER Manganese as an essential element for plant growth. *Ann.Appl.Biol.* 16, 493-524, 1929
- SCHARRER K. Biochemie der Spurenelemente. Berlin 1955
- SCHARRER K. und W.SCHROPP Wasser- und Sandkulturversuche mit Mangan. *Z.Pflanzenern.Düng.Bdk.* 36, 1-15, 1934
- SIDERIS C.P. and H.YOUNG Growth and chemical composition of *Ananas comosus* (L.) Merr. in solution cultures with different iron-manganese ratios. *Plant Phys.* 24, 416-440, 1949
- SHIVE J.W. Significant roles of trace elements in the nutrition of plants. *Plant Phys.* 16, 435-445, 1941
- SOMERS S.J. and J.W.SHIVE The Iron-Manganese relation in plant metabolism. *Plant Phys.* 17, 582-602, 1942
- SOMERS S.J., GILBERT S.G. and J.W.SHIVE The Iron-Manganese ratio in relation to the respiratory CO₂ and deficiency-toxicity-symptoms in soybeans. *Plant Phys.* 17, 317-320, 1942
- STEWARD F.C. *Plant Physiology*, Vol.1B. Academ.Press New York, 1960
- STRUCKMEYER B.E. und K.C.BERGER Histological structure of potato stems and leaves as influenced by manganese toxicity. *Plant Phys.* 25, 114-119, 1950

THUN R., HERRMAN R.
und KNICKMANN E.

Methodenbuch, Bd.1: Die Untersuchung von
Böden. 3.Aufl., 1955

TWYMAN E.S.

The Iron-Manganese balance and its effect
on the growth and development of plants.
New Phytologist 45, 18-24, 1946

VIRTANEN A.J. und
S.v.HAUSEN

Die Spurenelemente in Pflanzensamen.
Planta 31, 263-264, 1940/40

WILLIAMS D.E. and
J.VLAMIS

Manganese Toxicity in Standard Culture
Solutions. Plant and Soil 8, 183-193,
1957

WILLIS L.G.

Bibliography of references to the literat-
ure on the minor elements and their re-
lation to plant and animal nutrition.
North Carolina Agricultural Experiment
Station Raleigh, 1939

WILLSTÄTTER R.
und A.STOLL

Untersuchungen über die Assimilation der
Kohlensäure. Springer Verlag, Berlin, 1918.

S c h l u s s w o r t

Für die Überlassung des Themas sowie für das Interesse an dieser Arbeit und die wertvollen Ratschläge möchte ich meinem verehrtem Lehrer, Herrn Professor Dr. Franz Bukatsch, herzlichen Dank sagen.

Weiterhin danke ich dem Vorstand des Botanischen Institutes der Universität München, Herrn Professor Dr. Leo Brauner, für die Ermöglichung der Durchführung dieser Arbeit.

Lebenslauf

Am 15. Dezember 1933 wurde ich als Tochter des Dipl.Ing. Richard Krauß und seiner Ehefrau Lilly Krauß, geb. Meister, in München geboren.

Von 1940 bis 1944 besuchte ich die Volksschule in München und Söcking bei Starnberg. 1944 trat ich in die Oberrealschule in Starnberg ein und legte dort im Juni 1952 das Abitur ab.

Nach dem Besuch eines Handelskurses immatrikulierte ich mich im Wintersemester 1953/54 an der Universität München für die Fachrichtung Biologie. Während des Sommersemesters 1955 und des Wintersemesters 1955/56 studierte ich an der Technischen Hochschule München. Vom Sommersemester 1956 an war ich wieder an der Universität München immatrikuliert. Unter der Leitung von Herrn Professor Dr.F.Bukatsch fertigte ich von 1958 bis November 1960 die vorliegende Dissertation an.

